

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

RÉGÉNÉRATION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS MARGINALES
DE *THUJA OCCIDENTALIS* L. EN FORÊT BORÉALE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC A MONTRÉAL

PAR
ISABELLE VISNADI

AVRIL 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont tout d'abord à mon directeur Yves Bergeron pour ses judicieux conseils et sa confiance tout au long du projet. Il a su me guider et me remettre dans le droit chemin quand je m'en égarais ! Mes remerciements vont également à mon codirecteur Christopher Carcaillet pour la pertinence des suggestions et conseils qu'il a su me donner lors de la rédaction du présent mémoire.

Je tiens à remercier très sincèrement Marc Mazerolle pour son aide précieuse en statistiques et sans qui les analyses m'auraient causé bien de la misère !

Je remercie également le personnel de la Chaire en aménagement forestier durable pour leur support, notamment Marie-Hélène Longpré et Danielle Charron pour leur disponibilité, leur dévouement dans tous aspects logistiques du projet.

Mes remerciements vont également aux membres de mon comité d'encadrement, Hugo Asselin et Francine Tremblay, ainsi qu'à Igor Drobyshév, Osvaldo Valeria, Marie-Josée Fortin et Christelle Hély pour leurs précieux conseils et suggestions en analyses statistiques, dendrochronologie et interprétation des résultats. Ils ont ainsi contribué de près ou de loin à l'amélioration de ce mémoire.

Je remercie aussi Raynald Julien pour les divers aspects logistiques de terrain, David Paré et son équipe du Centre de foresterie des Laurentides qui ont effectué les analyses biochimiques des échantillons de sol ainsi que Mélanie Desrochers pour la confection des cartes ArcGis directement appliquées à mon territoire d'étude, soit quelques heures de travail qui m'ont été épargnées !

Mes remerciements s'adressent aussi à Johann Housset, Aurore Lucas et Huitong Xu pour les divers échanges (discussions, données,...) que l'on a pu avoir sur l'espèce qui a fait (pour certains) ou fait encore (pour d'autres) l'objet de notre étude... le cèdre n'aura bientôt plus de secrets pour nous autres!

Un grand Merci à mes aides de terrain, Edith, Marc-Olivier, Lucas, Clément et Raphaëlle qui m'ont énormément aidée... et supportée aussi !

Mes pensées et remerciements vont également à tous mes proches qui ont su m'écouter, me soutenir et me guider dans des choix pas toujours faciles...

Ce projet a été réalisé dans le cadre du Laboratoire International Associé MONTABOR (partenariat France - Canada). Le financement nécessaire pour sa réalisation a été apporté par le *Conseil national de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada* ainsi que le *Ministère du développement économique, de l'innovation et de l'exportation du Québec*.

TABLES DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	II
TABLES DES MATIERES	IV
LISTE DES FIGURES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX	IX
RÉSUMÉ	X
CHAPITRE I.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Les populations marginales	1
1.1.1 La limite d'aire de répartition d'une espèce	4
1.2 Vulnérabilité des populations marginales	5
1.2.1 Paysage fragmenté	5
1.2.2 Limite de répartition.....	6
1.3 Réponse des populations marginales face aux changements environnementaux.....	8
1.4 Facteurs limitant le succès de recrutement	11
1.5 Facteurs influençant la dynamique et la structure des populations marginales : le cas du cèdre blanc (<i>Thuja occidentalis</i> L.).....	12
1.5.1 Rôle important de la canopée	14
1.5.2 Facteurs abiotiques : luminosité et humidité	14
1.5.3 Substrat favorable à la germination et à la croissance des plantules	15
1.6 Modèle biologique : le cèdre blanc (<i>Thuja occidentalis</i>)	18
1.6.1 Mode de reproduction du cèdre	21
1.6.2 Le cèdre à sa limite de répartition.....	22
1.6.3 Enjeux de conservation du cèdre blanc : aspects sociaux et économiques.....	23
1.7 Objectifs et hypothèses	24
1.7.1 Objectifs.....	24
1.7.2 Hypothèses.....	25

CHAPITRE II	28
2 MATÉRIELS ET MÉTHODES	28
2.1 Zone d'étude	28
2.2 Echantillonnage.....	29
2.2.1 Sélection des sites	29
2.2.2 Structure spatiale	30
2.2.3 Structure d'âge	34
2.3 Analyses statistiques.....	36
CHAPITRE III	42
3 RÉSULTATS	42
3.1 Structure d'âge des individus présents dans les sites	42
3.2 Structure d'âge de la régénération des cèdres.....	44
3.2.1 Description de la structure d'âge	44
3.2.2 Nature du recrutement.....	45
3.2.3 Influence des variations climatiques.....	46
3.3 Structure spatiale de la régénération	49
3.3.1 Taux d'expansion des populations marginales	54
3.3.2 Caractérisation du substrat le long du transect.....	55
3.3.3 Facteurs expliquant la densité de cèdres.....	56
3.3.4 Facteurs expliquant l'occurrence des semis de cèdre	57
3.4 Analyses pédologiques	60
3.4.1 Matières organiques.....	60
3.4.2 Matières minérales.....	62
CHAPITRE IV.....	65
4 DISCUSSION	65
4.1 Maintien des populations de cèdre	66
4.1.1 Un maintien de la dynamique grâce au marcottage	66
4.1.2 Un habitat favorable au cèdre	69
4.1.3 Une densification des populations possible dans le futur	71
4.2 Causes probables de la fragmentation des populations de cèdre	73

4.2.1	Expansion et déclin du cèdre au cours de l'Holocène	73
4.2.2	Reproduction sexuée effective mais inefficace	75
4.2.3	Un faible potentiel de dispersion	77
4.3	Projections et perspectives	79
4.3.1	Climat	79
4.3.2	Feux	80
4.4	Implications pour l'aménagement forestier	81
	CHAPITRE V	82
5	CONCLUSION	82
6	APPENDICE A	83
	CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUE DU CEDRE BLANC (<i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.)	83
7	APPENDICE B	86
	AGE MOYEN DES CEDRES PAR CLASSE DE HAUTEUR	86
8	APPENDICE C	87
	ANALYSES GRANULOMETRIQUES DES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALES	87
9	APPENDICE D	89
	DETERMINATION DU PH DANS LES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUE	89
10	APPENDICE E	91
	DETERMINATION DE LA CAPACITE D'ECHANGE CATIONIQUE (CEC) DES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUE	91
11	APPENDICE F	98
	DETERMINATION DES TAUX DE CARBONE, D'AZOTE ET DE SOUFFRE DANS LES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUE	98
12	APPENDICE G	100
	TABLES D'ANALYSE DE LA VARIANCE	100
	BIBLIOGRAPHIE	109

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Facteurs influençant la structure et la dynamique spatio-temporelle de la régénération.....	13
1.2 a) Carte de répartition du cèdre au Québec. Le point vert indique la zone d'étude. b) Localisation des sites échantillonnés autour des lacs de kettle sur la moraine de la rivière Harricana.....	19
2.3 a) Localisation des transects en bordure de site. b) Disposition des quadrats sur le transect	31
2.4 Plan d'échantillonnage.....	32
2.5 Localisation des échantillons de matières minérales et organiques et des prélèvements de cèdres de DHP < 5 cm	33
2.6 Distinction des couches pédologiques.....	33
2.7 Localisation des sections transversales (A et B) sur les cèdres issus de reproduction sexuée (graine) et asexuée (marcotte).....	35
3.8 Structures d'âge des cèdres (n=53), des épinettes noires (n=50) et des sapins (n=54) par classe de 10 ans, pour tous les sites échantillonnés.....	41
3.9 Structure d'âge des cèdres de DHP inférieur à 5 cm à l'intérieur des sites et en bordure des sites.....	43
3.10 Application de la fonction Puissance (a) et de la fonction Exponentielle négative (b) à la structure d'âge des cèdres récoltés en bordure des sites.....	44
3.11 a) Disposition des quadrats le long du transect et délimitation des trois zones (intérieur, bordure et extérieur). b) Proportions relatives du nombre de cèdres, sapins et épinettes noires le long du transect. Relation entre la densité de cèdres et la distance au site.....	49
3.12 Relation entre la densité de cèdres et la distance au site : a) toutes les classes de hauteur confondues (portions extérieure du transect uniquement) ; b) classes de hauteur distinctes (portions	

extérieure du transect uniquement) ; c) petites classes de hauteur (intérieur et extérieur).....	50
3.13 Proportions relatives de cèdres, sapins et épinettes noires dans chacune des zones en fonction des classes de hauteur : a) intérieur du site, b) bordure du site, c) extérieur du site.....	52
3.14 Age moyen des cèdres en fonction de la distance au site.....	54
3.15 Proportions des types de substrat le long du transect, à l'intérieur et à l'extérieur des sites.....	55
3.16 Variation des prédictions de la probabilité [0-1] de présence d'une plantule en fonction de la distance au semencier le plus proche, pour un substrat donné.....	56

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Moyennes climatiques annuelles des zones de répartition continue (47,5°N) et marginale (49,5°N) du cèdre au cours des 30 dernières années.....	29
3.2 Age estimé de l'individu le plus vieux (cèdre, épinettes noires, sapins) sur chacun des sites échantillonnés.....	42
3.3 Estimations des paramètres et valeurs de p des modèles GLS.....	45
3.4 Estimations des paramètres et valeurs de p des modèles GLS.....	46
3.5 Estimations et écart-types des variables des trois modèles présentant le plus faible critère d'information Akaike sur un total de six modèles.....	56
3.6 AICc des régressions logistiques.....	57
3.7 Inférence multi-modèle et estimation du paramètre de la variable D1.....	59
3.8 Moyennes et erreur-types de l'épaisseur (cm) de la couche organique à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA.....	59
3.9 Valeurs moyennes et erreurs standard des variables biochimiques de la matière organique prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA.....	61
3.10 Valeurs moyennes et écarts-type des variables biochimiques de la matière minérale (MM1) prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA.....	62
3.11 Valeurs moyennes et écarts-type des variables biochimiques de la matière minérale (MM2) prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA.....	63

RÉSUMÉ

Dans la forêt boréale, la répartition du cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.) se caractérise par un gradient latitudinal de fragmentation du sud au nord. Les populations marginales situées au nord représentent des refuges biologiques potentiels car elles sont susceptibles de s'étendre. En limite d'aire de répartition, les espèces sont généralement plus vulnérables aux fluctuations environnementales et leur capacité de réponse est déterminante pour le devenir de l'espèce en termes d'adaptation, d'expansion ou d'extinction.

L'objectif de cette étude est de caractériser la dynamique spatio-temporelle de régénération de ces populations en relation avec les variables édaphiques et climatiques locales, afin d'évaluer leur capacité d'expansion. Des populations marginales ont été cartographiées dans la pessière à mousses au niveau du 49^{ème} parallèle nord. La structure spatiale a été caractérisée en quantifiant la régénération à l'aide de transects en bordure des populations. La distance aux arbres semeñciars et le type de substrat ont été considérés afin d'identifier les facteurs limitant l'expansion locale. La structure d'âge a été déterminée en prélevant et datant 967 cèdres de diamètre inférieur à 5 cm en bordure et à l'intérieur des populations.

Au cours du dernier siècle, le bilan net du recrutement apparaît constant et indépendant des conditions climatiques, indiquant une stabilité du recrutement des cèdres. Les structures d'âge en bordure et à l'intérieur des populations sont similaires, suggérant l'absence d'expansion spatiale récente. Le patron spatial des populations est groupé du fait d'une reproduction végétative continue par marcottage favorisant le recrutement près des arbres producteurs, et d'années semencières intermittentes. L'expansion du cèdre semble limitée par la distance de dispersion des graines et de son mode de recrutement dominant par voie végétative, et non par la disponibilité en substrat favorable à la germination. Cette vulnérabilité de l'espèce en limite de son aire de répartition devra être prise en compte dans les pratiques d'aménagement durable.

MOTS CLÉS : *Thuja occidentalis* L., cèdre blanc, populations marginales, régénération, reproduction, forêt boréale

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Les populations marginales

Les populations marginales ou fragmentées sont des fragments de végétation originelle, isolés ou peu connectés les uns aux autres. Situées au sein d'une matrice de végétation différente (Wilcove et al. 1986), elles sont souvent le résultat d'une fragmentation naturelle ou anthropique des habitats (Franklin et al. 2002, Didham 2010). Elles se rencontrent également en limite d'aire de répartition des espèces, au-niveau des latitudes ou altitudes plus élevées que l'aire de répartition continue (Thuiller et al. 2008)

1. La fragmentation des habitats

La fragmentation des habitats est au cœur des préoccupations dans le domaine de la biologie de la conservation (Meffe et Carroll 1997). Elle est souvent associée à la perte et l'isolement des habitats (Holt et al. 1995, Collinge 1996, Fahrig 1997). Aujourd'hui, ce processus représente une menace importante pour la biodiversité et est considéré comme l'une des premières causes de la crise d'extinction actuelle (Wilcox et Murphy 1985, Reid et Miller 1989, Fahrig 1997).

La fragmentation des habitats peut être définie comme une transformation du paysage résultant en un ensemble de fragments ou d'îlots de végétation originellement connectés, en des parties isolés ou peu connectés et enfermés dans une matrice de végétation distincte (Wilcove et al. 1986). Il peut s'agir d'une conversion d'un type d'habitat continu en un autre (Faaborg et al. 1993) ou d'une rupture ou destruction de la configuration spatiale d'un habitat large et continu en plus petits fragments (Wiens 1989, Fahrig 1997, Forman 1997, Franklin et al. 2002, Fahrig 2003). Dans les deux cas, seuls des fragments de l'habitat originel demeurent dans le paysage. La fragmentation aboutit généralement à l'individualisation de fragments réduits en taille et déconnectés les uns des autres. Le temps écoulé depuis l'isolement d'un fragment, la distance ainsi que le degré de connectivité entre ces derniers sont des déterminants importants de la réponse biotique au processus de fragmentation. Un paysage fragmenté est soumis à de nombreux changements biologiques, biogéographiques et physiques (Saunders et al. 1991).

La fragmentation présente deux composantes, toutes deux causes d'extinction (Wilcove et al. 1986) :

- la réduction de l'aire totale de l'habitat d'origine, qui affecte avant tout la taille de la population végétale et donc son taux d'extinction ;
- la redistribution de l'aire d'habitat restant en fragments disjoints, qui affecte les taux de dispersion et donc d'immigration.

De manière générale, ce processus compromet l'intégrité des écosystèmes, en contribuant à la perte de la biodiversité initiale (ex :

richesse spécifique, abondance, diversité génétique), à l'invasion d'espèces exotiques, à l'altération de la structure des communautés (ex : interactions interspécifiques au sein de la chaîne trophique) et du fonctionnement des écosystèmes (ex : érosion des sols, diminution de la qualité des eaux) (Forman et Godron 1981, Wilcove et al. 1986, Bierregaard et al. 1992, Collinge 1996, Fahrig 2003, Didham 2010). L'intensité et l'étendu de ces altérations sont influencées par la taille, la connectivité, l'arrangement spatial et l'hétérogénéité des fragments restants (Collinge 1996).

Par le passé, des perturbations naturelles comme les feux, les inondations ou les tempêtes ont fréquemment détruit des habitats, se traduisant en l'isolement et la réduction des populations animales ou végétales. Les organismes ont été capables de s'adapter à cette fragmentation naturelle au cours du temps, notamment via la pression sélective exercée sur les individus les moins tolérants aux conditions locales (*fitness* de la population). La croissance et la reproduction favorisent l'apparition de caractères physiologiques. La nouvelle cohorte d'individus, en quelque sorte déjà adaptée aux nouvelles conditions (ex : individus issus de graines en provenance de populations situées plus au sud durant des périodes plus chaudes), contribue ensuite à l'adaptation de l'espèce en favorisant l'apparition de nouvelles combinaisons génétiques et en les maintenant via la sélection naturelle (Davis et Shaw 2001, Didham 2010).

Cependant, à l'heure actuelle, en plus des perturbations naturelles, s'exercent aussi des perturbations anthropiques comme les coupes forestières ou la conversion des terres (ex : conversion de forêts ou prairies naturelles pour les cultures agricoles). Celles-ci sont à l'origine

des modifications paysagères qui se produisent à des taux sans précédent (Skole et Tucker 1993, Collinge 1996, Franklin et al. 2002) et qui excèdent souvent la capacité d'adaptation et de réponse de la plupart des espèces (Myers et Knoll 2001).

Par exemple, dans la forêt boréale d'Amérique du Nord, alors que la coupe forestière est reconnue comme la perturbation anthropique prépondérante (Burton et al. 1999), les feux sont la perturbation naturelle majeure (Payette 1992). Dans les deux cas, la perte et la fragmentation de forêts matures ont une influence négative sur l'abondance des espèces animales (St-Laurent et al. 2009) et végétales (Hanski 1998).

1.1.1 La limite d'aire de répartition d'une espèce

En se rapprochant de la limite d'aire de répartition des espèces, que ce soit en limite altitudinale ou latitudinale, celles-ci forment des populations de plus en plus fragmentées et plus vulnérables aux conditions environnementales. Dans le contexte actuel de changement climatique, il est important de prendre en compte les espèces situées à leur limite d'aire de répartition et en particulier leur dynamique spatio-temporelle (Thuiller et al. 2008). Il est en effet communément accepté, d'après la théorie de la niche, que l'aire d'expansion d'une espèce dépend principalement des populations situées au niveau du front de colonisation (Thuiller et al. 2008). A ce niveau, la colonisation est contrôlée par des événements de dispersion sur de longues distances, suivis d'une croissance exponentielle de la population (Hampe et Petit 2005). Par exemple, en forêt boréale, de nombreuses espèces atteignent leur limite de répartition à la transition entre la forêt mixte et la forêt coniférienne. Cette transition entre les deux écozones du biome boréal est

partiellement contrôlée par le climat et le régime des feux actuel (Bergeron et al. 2004) ou passé (Carcaillet et al. 2010) même si d'autres facteurs, comme l'existence de micro-habitats favorables, jouent aussi un rôle important (Hofgaard 1993).

1.2 Vulnérabilité des populations marginales

Dans le contexte actuel de changements climatiques, un des défis auxquels font face les écosystèmes réside dans la capacité de régénération des espèces, et notamment au sein des populations marginales, situées dans un paysage fragmenté ou en limite d'aire de répartition (Payette et Lavoie 1994, Holtmeier et Broll 2005).

1.2.1 Paysage fragmenté

La fragmentation augmente la vulnérabilité des espèces aux perturbations naturelles telles les feux ou les tempêtes. L'impact de ces perturbations varie avec la nature (ex : structure, composition spécifique) et la disposition géographique des fragments dans le paysage (Lord et Norton 1990). Dès qu'un habitat est isolé, celui-ci connaît une diminution du nombre d'espèces capables de maintenir une population viable à long terme (Brooks et al. 1999). Cette réduction de la richesse spécifique est causée par la diminution des ressources, l'hétérogénéité de l'habitat, la sévérité des perturbations et l'altération de la dynamique des taux de colonisation et d'émigration (Ewers et Didham 2006). Il en résulte une augmentation de la probabilité d'extinction des espèces (Saunders et al. 1991, Didham 2010). L'extinction d'une espèce indigène peut cependant être retardée si celle-ci est longévive et résistante aux perturbations, comme le cèdre blanc, *Thuja occidentalis* L. (Saunders et al. 1991).

De nombreuses études se sont intéressées à la taille minimale des fragments nécessaire pour permettre la viabilité d'une population mais il n'y a actuellement pas de réelle concordance des auteurs sur les caractéristiques définissant une population viable (ex: Lovejoy et Oren 1981, Noss et Harris 1986). La réduction de la superficie d'un fragment limite la disponibilité des ressources, réduit les taux de colonisation, altère le succès reproducteur et impose une contrainte intrinsèque sur la taille maximale de la population (capacité de charge). Ces conditions peuvent exposer la population à un risque élevé d'extinction locale (Hanski et Ovaskainen 2000).

La perte d'habitat associée à la diminution de la taille des fragments augmente la proportion de bordure entre les habitats, exposant l'intérieur des fragments à l'influence de l'environnement alentour (Didham 2010). L'effet bordure correspond à la transition des conditions biotiques et abiotiques au niveau de l'interface entre deux habitats adjacents (Cadenasso et al. 2003). Ainsi, la dynamique des petits fragments est plutôt influencée par les conditions environnementales environnantes. Au contraire, les fragments de grande taille présentent un noyau qui est peu affecté par les changements biotiques et abiotiques associés à cet effet bordure (Harris 1988).

1.2.2 Limite de répartition

Aux marges de leurs aires de répartition, les espèces sont, par principe, situées aux limites de leurs tolérances écologiques et présentent une forte sensibilité aux fluctuations de l'environnement. De ce fait, c'est souvent à cet endroit que se manifestent les premiers signes de

changement suite à une perturbation (Payette et Lavoie 1994, Holtmeier et Broll 2005).

De manière générale, ces populations sont plus vulnérables et souvent soumises à des risques accrus d'extinction (Thuiller et al. 2008) par rapport à celles situées dans une aire de répartition continue. En effet, elles présenteraient une diversité spécifique et une densité moindres, des capacités de colonisation limitées et souvent, elles sont situées dans des habitats peu favorables (Collingham et al. 1996, Vucetich et Waite 2003). Par exemple, lorsque l'aire de répartition devient de plus en plus fragmentée (ex : le long d'un gradient latitudinal ou altitudinal), les taux de croissance et d'établissement diminuent, alors que le taux de mortalité augmente. Les espèces sont non seulement contraintes par leur limites physiologiques absolues de survie mais aussi par la compétition avec les espèces environnantes pouvant mieux se développer à l'endroit donné (Thuiller et al. 2008).

A ce niveau, les espèces peuvent répondre de plusieurs manières aux fluctuations climatiques : une modification de croissance et des capacités reproductives, un changement de densité des populations, une migration (MacDonald et al. 1998). Néanmoins, le climat n'est pas l'unique facteur qui intervient dans la dynamique de ces populations. L'interaction complexe avec les perturbations, les conditions édaphiques, les changements d'usage des terres, ou encore la biologie des espèces (ex : exigences écologiques, capacité de reproduction) sont des facteurs importants qui agissent au niveau de la structure et de la dynamique spatio-temporelle de ces populations. La limite de répartition d'une espèce n'est pas fixe du point de vue spatio-temporel (Holtmeier et Broll 2005, Messaoud et al. 2007a, Harsch et al. 2009, Chauchard et al. 2010).

En effet, la structure et la position actuelles ne sont pas en équilibre avec le climat actuel du fait de l'inertie de la réponse de la végétation face aux variations climatiques mais aussi de l'influence d'autres perturbations (ex : épidémies, feux). Par exemple, la limite nordique du cèdre blanc pourrait atteindre des latitudes plus élevées en l'absence de feux (Paul 2011). Le climat a souvent un effet régulateur sur les perturbations et, dans une moindre mesure, un effet direct sur la biologie des espèces (Paul 2011). Il existe en effet une forte inertie des arbres établis depuis des centaines d'années alors que les conditions étaient a priori plus favorables (Payette et Morneau 1993, Kullman 2000).

1.3 Réponse des populations marginales face aux changements environnementaux

Les projections de changement climatique impliquent une modification dans l'abondance et les aires de répartition des espèces (Payette 2007, Morin et al. 2008) : celles-ci seraient susceptibles de migrer vers de plus hautes altitudes ou latitudes (Lenoir et al. 2008). Au cours de l'Holocène, des restructurations dans la répartition des espèces se sont déjà produites (ex : Kullman 1997, Kullman 2000). Ces modifications sont particulièrement visibles en limite d'aire de répartition. Fortement sensibles à ce niveau, les populations répondent rapidement aux variations de l'environnement (Holtmeier et Broll 2005, Caccianiga et Payette 2006, Parmesan 2006).

Dans le cas de la forêt boréale du Québec, le changement climatique (ex : hausse des températures et des précipitations) pourrait considérablement accroître les capacités reproductives des espèces, se traduisant à terme par une augmentation de leurs proportions à l'échelle

du paysage et une colonisation du territoire. Dans le futur, la dynamique (ex : potentiel reproducteur) et la structure (ex : composition spécifique) des populations marginales subiront inéluctablement de fortes modifications (Caccianiga et Payette 2006, Messaoud et al. 2007b).

Aussi, malgré un changement climatique planétaire, la dynamique des espèces diffère d'une région à l'autre (Dalen et Hofgaard 2005, Payette 2007). Par conséquent, la structure et le rythme des changements dépendent aussi des facteurs locaux et régionaux ainsi que des traits biologiques des différentes espèces (Danby et Hik 2007, Batllori et Gutierrez 2008).

A court terme, la réponse des populations végétales aux perturbations et aux changements environnementaux dépend en partie de l'histoire de vie de l'espèce. En effet, les processus adaptatifs se développent au cours des générations et la longueur du cycle de vie est un facteur important qui affecte le potentiel adaptatif d'une espèce (Rosenheim et Tabashnik 1991). Alors que le maintien et la persistance d'une population sont favorisés par la longévité des individus, c'est-à-dire un cycle de vie long (ex : herbacées pérennes, buissons, arbres), l'adaptation est plutôt favorisée par des taux élevés de reproduction, c'est-à-dire un temps de génération court et donc un renouvellement rapide des individus (Ghalambor et al. 2007, Thuiller et al. 2008). Ces derniers sont en effet plus aptes à répondre à une nouvelle pression sélective (Rosenheim et Tabashnik 1991). A long terme, les populations ne se maintiendront que si la rapidité d'adaptation au fil des générations correspond au moins à la rapidité des changements environnementaux (Burger et Lynch 1995).

Du fait de leur vulnérabilité, les populations marginales, du fait de leur position en limite d'aire de répartition, constituent de bons indicateurs des variations biotiques et abiotiques et sont souvent utilisées pour analyser les modifications de la répartition des espèces au cours du temps. Par exemple, une hausse (resp. baisse) des températures peut se traduire par une augmentation (resp. diminution) du taux de recrutement et une avancée (resp. retrait) de la limite de répartition (Payette et Lavoie 1994, Kullman 1997, Kjällgren et Kullman 1998, Camarero et Gutierrez 2004, Holtmeier et Broll 2005). C'est via le recrutement, phase critique dans le cycle de vie des espèces, que celles-ci répondent aux variations biotiques et abiotiques. Fortement dépendantes des variations climatiques lors de leur reproduction, les espèces connaissent fréquemment un échec de recrutement (Caspersen et Sapruncoff 2005). Ainsi, à leur limite de répartition, la réponse des espèces face au réchauffement climatique, dépendrait plutôt du succès de régénération (sexuée et asexuée) que de la réponse physiologique des arbres matures (Lescop-Sinclair et Payette 1995, Holtmeier et al. 2003). Par exemple, la reproduction sexuée est rare au-delà de la limite de répartition d'une espèce et la limite géographique de la production de graines viables est souvent située plus loin au sud (Payette et al. 2001, Holtmeier et al. 2003). Plus particulièrement, la déficience des températures le long du gradient latitudinal est l'ultime cause affectant les processus biologiques des arbres. La régénération et la survie s'en trouvent directement et indirectement affectés (Holtmeier et Broll 2007).

Ainsi, la reproduction sexuée serait probablement le meilleur indicateur de la sensibilité des espèces au changement climatique dans le cas des populations marginales situées en limite d'aire de répartition. A ce niveau, ce processus peut même être considéré comme un facteur

limitant la régénération et l'expansion spatiale. Cependant, même si le changement climatique favorise la production de graines viables, cela n'aboutira pas forcément à un taux de régénération plus élevé et une meilleure survie des plantules au-delà de la limite de répartition. En effet, d'autres facteurs peuvent avoir un effet opposé. A cet égard, la variabilité interannuelle du climat joue un rôle important (Holtmeier et Broll 2005).

1.4 Facteurs limitant le succès de recrutement

En plus des conditions climatiques, de nombreux facteurs biologiques et écologiques peuvent limiter le recrutement d'une espèce (Cornett et al. 1997, Clark et al. 1998, Hanski 1998, Simard et al. 1998) :

- l'abondance et la distribution des arbres semenciers,
- la production de graines fertiles,
- la présence et la disponibilité d'un substrat favorable¹ à la germination,
- la capacité à disperser les graines sur ces sites potentiels (distance de dispersion).

¹ Un substrat favorable est spécifique à chaque espèce et doit répondre aux exigences écologiques de cette dernière. Il est déterminé par des conditions abiotiques comme la disponibilité en nutriments et en eau mais aussi par les conditions microclimatiques comme la luminosité et la température du substrat (Kunstler et al. 2007).

1.5 Facteurs influençant la dynamique et la structure des populations marginales : le cas du cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.)

De la dispersion des graines à l'établissement des plantules, de nombreux facteurs déterminent le patron spatial de recrutement (Houle 1995). La distribution des plantules de conifères, et notamment celle du cèdre blanc, est souvent reliée à l'abondance et la distribution des arbres semenciers, des substrats et de la microtopographie (Cornett et al. 1997, Simard et al. 1998, Cremer et al. 2012). En revanche, de nombreuses études ont exploré l'importance de la disponibilité en substrats favorables exigés par les espèces de fin de succession pour leur germination (St Hilaire et Leopold 1995, Simard et al. 1998, Cornett et al. 2000, Cornett et al. 2001, Simard et al. 2003, Caspersen et Saprunkoff 2005, Gengareilly et Lee 2005). D'autres ont insisté sur l'importance de la canopée dominante sur les processus de régénération et de succession (ex: Frelich et Reich 1995). Dans la plupart des écosystèmes forestiers, les sites favorables résultent de la combinaison unique entre la dominance de la canopée et les conditions des lits de germination (Cornett et al. 2001). Ces éléments sont synthétisés et schématisés dans la figure 1. Celle-ci montre l'ensemble des facteurs biologiques et écologiques susceptibles d'influencer la structure et la dynamique des populations marginales.

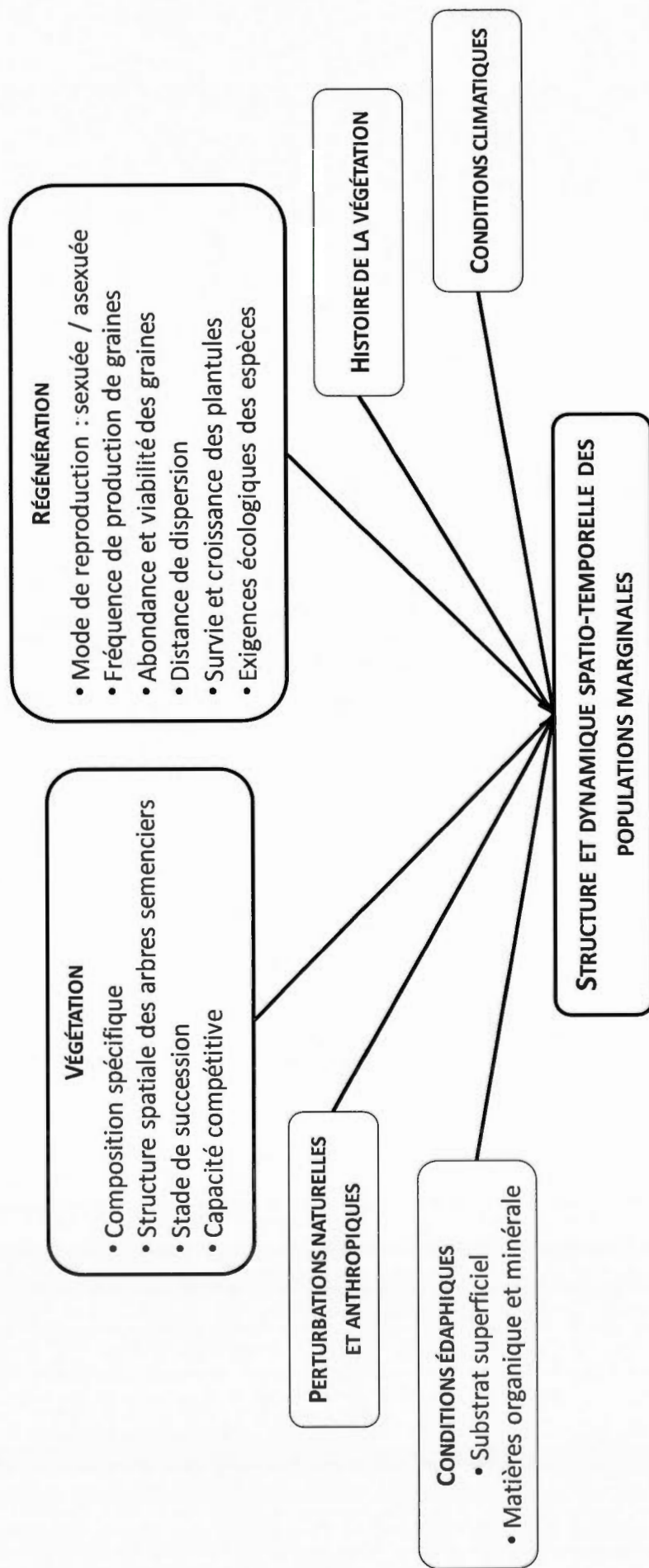


Figure 1: Facteurs influençant la structure et la dynamique spatio-temporelle de la régénération. Figure librement inspirée de Holtmeier et Broll (2007).

1.5.1 Rôle important de la canopée

L'approvisionnement adéquat en graines, la présence d'un substrat favorable et, la qualité et la quantité de luminosité sont des attributs critiques influencés par les conditions de la canopée (Cornett et al. 2001). Les plantules de cèdre blanc sont généralement plus rares sous couvert décidu que sous couvert résineux (Kneeshaw et Bergeron 1996, Simard et al. 1998) et ce, même à proximité des arbres semenciers (Bergeron et Charron 1994). Dans ce cas, le facteur limitant la germination du cèdre sous une canopée de feuillus, en l'occurrence des bouleaux, demeure l'approvisionnement en graines, c'est-à-dire l'abondance de graines ou de semenciers (Cornett et al. 1997, Cornett et al. 2001) ; la distance de dispersion relativement faible entrave aussi sa colonisation (Kneeshaw et Bergeron 1996, Cornett et al. 1997).

1.5.2 Facteurs abiotiques : luminosité et humidité

Les plantules de conifères de fin de succession se développent généralement sur des substrats présentant une forte luminosité (Simard et al. 1998). Toujours dans le cas du cèdre blanc, malgré une meilleure disponibilité des lits de germination sous une canopée de cèdre, les taux de mortalité y sont généralement plus élevés par rapport à une canopée décidue (en l'occurrence des bouleaux) et ce, indépendamment du lit de germination. La mortalité des plantules de cèdre sous une canopée de cèdre est liée à la plus faible luminosité du fait de l'interception par le feuillage (Scott et Murphy 1987, Simard et al. 1998, Cornett et al. 2001).

1.5.3 Substrat favorable à la germination et à la croissance des plantules

1.5.3.1 Germination

La germination du cèdre est généralement associée aux substrats caractérisés par une humidité abondante et composés de bois en décomposition (ex : souches, bois couchés) éventuellement recouvert de mousses. Mais sa germination peut également être bonne sur sol minéral (Simard et al. 1998, 2003). La disponibilité en eau joue un rôle plus important que le type de substrat, dans le développement et la survie du cèdre. Par exemple, en présence d'une litière, l'apport en eau doit être suffisant car celle-ci en absorbe une partie (Cornett et al. 2000).

Alors que la litière feuillue présente des effets inhibiteurs sur la régénération des conifères (Simard et al. 1998, Parent et al. 2006), le bois en décomposition, la matière organique et la mousse sont reconnus comme étant de bons lits de germination pour le cèdre blanc (Simard et al. 2003). En effet, les petites graines germent préférentiellement sur des substrats sans litière comme un sol nul ou du bois décomposé (Caspersen et Sapruff 2005). D'une part, la litière feuillue serait une barrière à la germination en bloquant l'accès à l'humidité du sol (Place 1950, Cornett et al. 1998) ; d'autre part, les racines sont incapables de pénétrer des couches épaisses de litière feuillue pour accéder au sol minéral (McGee 2001).

Le bois mort décomposé est souvent indiqué comme le substrat le plus favorable pour la germination et l'établissement des conifères (ex : Motta et al. 2006) et notamment du cèdre (ex : Scott et Murphy 1987,

Cornett et al. 1997, Simard et al. 1998, Rooney et al. 2002). La rugosité de ce substrat permet de retenir les petites graines (Cornett et al. 1997) et surtout, il fournit d'excellentes conditions de germination pour les plantules de cèdre. Cela serait lié à une température plus élevée, une meilleure rétention de l'humidité et une faible épaisseur de litière, en comparaison à d'autres lits de germination (Cornett et al. 1997, Cornett et al. 2000). De manière générale, par rapport à d'autres substrats, le bois mort présente plusieurs caractéristiques favorables à l'émergence des plantules de conifère :

- Température relativement élevée et réchauffement plus précoce (Nelson 1951),
- Bonne rétention d'eau (Place 1950),
- Bonne luminosité (Kuuluvainen et Juntunen 1998),
- Présence de micro-organismes fixateurs d'azote (Sharp et Millbank 1973, Harvey et al. 1979),
- Absence de litière (Cornett et al. 1997),
- Abondance d'associations mycorhiziennes (Maser et Trappe 1984).

Cornett et al. (2001) ont montré que la présence de bois mort décomposé est très bénéfique pour la régénération du cèdre, quel que soit le type de canopée (cèdre ou feuillue). Cependant, le type de bois décomposé, c'est-à-dire le type d'espèce, a une influence sur la régénération du cèdre. Le bois de fin de succession (ex : cèdre) pourrait être meilleur que celui de début de succession comme les feuillus (Simard et al. 1998), peut-être en raison de la composition chimique des matériaux en décomposition et de la spéciation des métabolites secondaires qui en résulte.

Un fin tapis de matière organique, souvent présent sur le bois décomposé, a un effet positif sur l'établissement des conifères (St Hilaire et Leopold 1995, Simard et al. 1998). Quant aux bryophytes, elles forment un fin tapis qui facilite la pénétration des petites racines dans la couche d'humus humide. De plus, les fluctuations d'eau estivales sont atténuées par le contenu en eau au sein du substrat sous-jacent (bois mort notamment) (Nakamura 1992, Cornett et al. 1997). La présence de bryophytes permet aussi de conserver une température relativement plus élevée que le milieu environnant, ce qui stimule la croissance racinaire (Eckstein 2000).

1.5.3.2 Croissance et survie

Tout comme la germination, la croissance et la survie des jeunes plantules sont également dépendantes de la bonne qualité du substrat. Il arrive que celui-ci soit favorable lors de la germination mais au cours de leur croissance, les plantules peuvent exiger des conditions différentes. Par exemple, alors que le taux de survie du cèdre au cours de la première saison de croissance est plus élevé sur le bois en décomposition et le sol minéral que sur la litière (Simard et al. 2003), il diminue lorsque les plantules grandissent. Cela serait dû à la colonisation du bois par un fin tapis de mousses qui entrent en compétition pour les ressources (ex : Nakamura 1992). Aussi, au cours de la période hivernale, que ce soit dans les peuplements feuillus (ex : tremble) ou résineux (ex : cèdre), la litière a un effet négatif sur la survie des plantules. Celles-ci semblent mal adaptées à la chute de débris automnale (Metcalf et Grubb 1997). De plus, la litière de cèdre est composée de petites branches et non d'aiguilles, pouvant affecter négativement la survie des jeunes plantules (Clark et Clark 1989). Ainsi, durant ses premières années de croissance,

le cèdre demeure exigeant et très sensible et sa survie reste sous la dépendance étroite du substrat et donc des conditions abiotiques environnantes.

1.6 Modèle biologique : le cèdre blanc (*Thuja occidentalis*)

Le cèdre blanc est un gymnosperme originaire du nord-est de l'Amérique du Nord, de la famille des Cupressaceae. Abondant dans le sud de la forêt boréale de l'est du Canada, le cèdre présente des populations plus discontinues en remontant vers le nord. Au-delà du 49^{ème} parallèle, dans le domaine de la pessière à mousses dominée par l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), il ne persiste que sous forme de populations marginales (Johnston 1990, Miller 1990) (Figure 2a). Reconnu comme une espèce calciphile (Blanchet 1982), le cèdre est cependant bien adapté à une large variété de sols organiques et minéraux présentant une légère acidité, avec des valeurs de pH allant de 5,5 à 7,2 (USDA 2013). Il est souvent associé aux sols humides et riches en nutriments, et plus particulièrement aux sols organiques où le taux de décomposition est relativement rapide. Il est notamment présent à proximité des cours d'eau, des lacs ou encore au sein des tourbières à sphaignes (Curtis 1946, Nelson 1951, Del Degan 1998, USDA 2013).

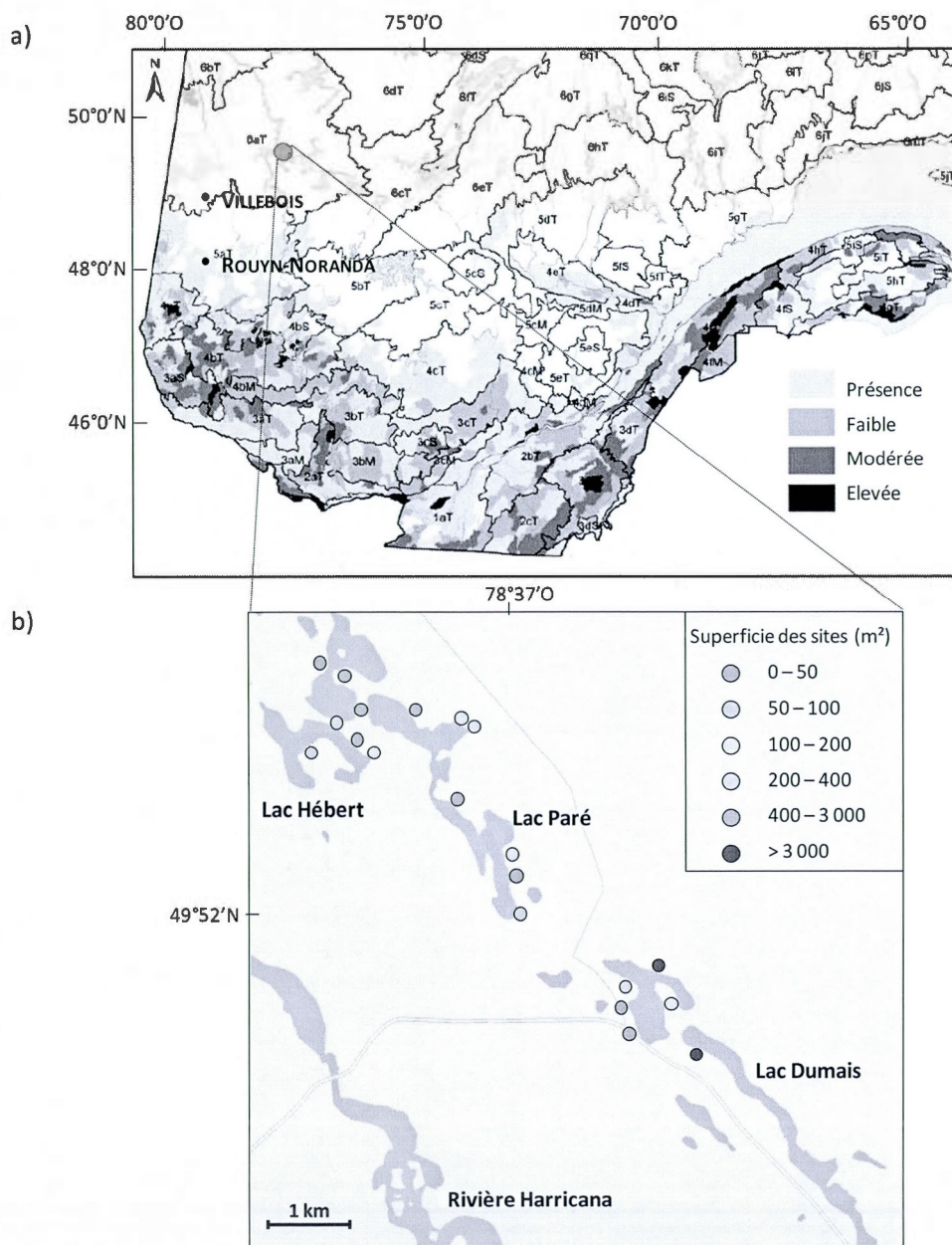


Figure 2: a) Carte de répartition du cèdre au Québec. Le point vert indique la zone d'étude. Carte issue de Larouche et al. (2006). b) Localisation des sites échantillonnés autour des lacs de *kettle*² sur la moraine de la rivière Harricana. La couleur des cercles illustre la classe de surface des sites recensés.

² Les *kettles*, ou dolines glaciaires, sont des dépressions d'origine glaciaire, souvent issus de culot de glace morte emprisonnée dans du till ou de la moraine de retrait. Les lacs de *kettle* sont de forme plus ou moins circulaire et parfois remplis d'eau.

Rarement en peuplements purs, le cèdre se rencontre fréquemment avec d'autres espèces. A la limite nordique de son aire de répartition, il est souvent associé à l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.), le sapin baumier (*Abies balsamea* L.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx) (Miller 1990, USDA 2013). Le cèdre est une espèce de fin de succession caractérisée par une croissance lente, une grande longévité et une bonne tolérance à l'ombre (Bergeron 2000, USDA 2013). A l'état de plantules, un ombrage partiel est nécessaire pour réduire les pertes causées par la sécheresse et la compétition des herbacées environnantes, notamment lors de périodes chaudes et sèches (Johnston 1990). A la différence d'autres conifères de la forêt boréale canadienne comme le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) ou l'épinette noire, il ne possède pas de cônes sérotineux et n'est donc pas adapté aux feux. Aussi, ses racines superficielles sont facilement endommagées par les feux peu intenses et de surface (USDA 2013). Sa capacité de régénération à la suite d'un feu est donc limitée et dépend essentiellement de la présence d'arbres matures survivants (Asselin et al. 2001) et de la multiplication végétative par marcottage. Ce mécanisme est relativement fréquent à la limite nordique de son aire de répartition (Fayle et Scott 1995, Krause 2006). En l'absence de feu, le cèdre est une espèce stable du fait de sa longévité. Il est peu sensible aux maladies, aux champignons et aux insectes. Cependant, la sécheresse et la rudesse de l'hiver (ex : faibles températures, longueur de l'hiver) peuvent provoquer un brunissement du feuillage, conduisant à la sénescence des individus (Curtis 1946, USDA 2013). L'annexe A répertorie les caractéristiques biologiques et écologiques du cèdre.

1.6.1 Mode de reproduction du cèdre

Outre la reproduction sexuée, le cèdre a la capacité de s'établir par multiplication végétative, ce qui est relativement fréquent dans les milieux humides, pauvres en nutriments et présentant une abondance de mousses (Curtis 1946, Bergeron 2000). Dans certaines zones du Maine, au sein de milieux très humides et pauvres en nutriments, près de la moitié des cèdres sont d'origine végétative (Curtis 1946, Johnston 1990). Le marcottage est particulièrement répandu à la limite nordique de son aire de répartition (Fayle et Scott 1995, Krause 2006, USDA 2013). Dans ces milieux, la prévalence de marcottes sur les plants d'origine sexuée s'explique par une meilleure tolérance à l'ombre et un système racinaire plus étendu et préétabli (Curtis 1946).

En forêt boréale, le taux d'individus issus de marcottage est estimé :

- entre 57 et 97 % selon la zone de répartition (continue, discontinue ou marginale) (Paul et al. 2014),
- à 60 % au sein de populations situées dans les plaines humides du Michigan (Nelson 1951, USDA 2013).

De manière générale, les taux de reproduction sexuée et asexuée sont fortement variables entre les sites mais aussi au sein même de l'espèce (Prati et Schmid 2000). Xu et al. (2013) ont observé une augmentation des taux de marcottage (variant de 23 à 31 %) avec le temps écoulé depuis le dernier feu.

1.6.2 Le cèdre à sa limite de répartition

La fragmentation actuelle des populations de cèdre résulterait des changements passés de climat et de régime des feux (Liu 1990, Carcaillet et al. 2001). Les variations d'abondance du cèdre au cours des derniers millénaires coïncideraient avec une période d'accroissement suivi d'une diminution de la fréquence des feux (Ali et al. 2009) ou de leurs sévérités (Hely et al. 2010). D'un point de vue spatial, le régime des feux de la pessière (partie nord de l'aire de répartition du cèdre), caractérisé par des feux plus grands et plus sévères que dans la forêt mixte, favorise plutôt les espèces possédant une banque de graines aériennes et des cônes sérotineux comme l'épinette noire et le pin gris (Sirois 1997, Bergeron et al. 2004). Aussi, les peuplements de cèdre sont souvent associés aux lacs (Figure 2 b), probablement en raison de leur rôle naturel de pare-feux (Denneler et al. 2008) tel qu'il a été montré plus au nord pour le sapin baumier (Sirois 1997). Sa capacité à résister aux dommages mécaniques causés par la glace peut également lui conférer un avantage, notamment en termes de maintien et de colonisation, à la différence d'autres espèces plus sensibles (Bergeron et al. 2004, Denneler et al. 2008). En pessière, les populations marginales représentent aujourd'hui des refuges biologiques potentiels. En effet, elles se comportent comme des populations sources susceptibles de s'étendre dans le futur, notamment sous l'effet de conditions climatiques propices à la régénération de l'espèce telle une augmentation des températures ou un allongement de la durée de la saison de croissance. Les modifications que pourraient subir ces populations sont à la fois spatiales (ex : abondance d'individus, taille des populations) et temporelles (ex : taux annuel de régénération).

1.6.3 Enjeux de conservation du cèdre blanc : aspects sociaux et économiques

Du fait de sa diminution sur l'ensemble de son aire de répartition, le cèdre revêt aujourd'hui de nombreux enjeux pour la conservation de la biodiversité et la durabilité de son exploitation. Sa raréfaction est devenue un sujet préoccupant dans plusieurs régions du Québec (ex : Bas-Saint-Laurent, Capitale-Nationale, Outaouais, Abitibi-Témiscamingue, Nord-du-Québec). Dans les régions du sud, l'exploitation inadaptée du fait d'un manque de connaissances ou encore l'accroissement et le déplacement vers le nord des populations de cervidés pourraient être à l'origine de sa diminution. De ce fait, le maintien du cèdre constitue un élément reconnu comme prioritaire par le Ministère des Ressources Naturelles (Larouche 2006).

Du point de vue écologique, le cèdre fournit un habitat de choix pour de nombreuses espèces, en tant qu'abri hivernal pour le cerf de Virginie, l'orignal ou encore le lièvre d'Amérique et demeure un habitat de reproduction pour plus d'une vingtaine d'espèces d'oiseaux (Boulfroy et al. 2012). Du point de vue économique, le cèdre est une essence très recherchée et présente une forte valeur industrielle. Ses propriétés isolantes, sa durabilité, sa légèreté et sa résistance au pourrissement en font une espèce utilisée dans de nombreuses applications. L'utilisation commerciale principale est la confection de clôtures et poteaux rustiques. Il est souvent utilisé dans la construction en tant que bois ronds, bois d'œuvre et bardeaux. Une moindre quantité est utilisée pour la fabrication de lambris, d'isolant, de tonneaux, etc. (Boulfroy et al. 2012, USDA 2013).

1.7 Objectifs et hypothèses

1.7.1 Objectifs

Dans le cadre de l'évaluation des effets des changements climatiques sur la limite d'aire de distribution des espèces, la connaissance du patron spatio-temporel de recrutement et de la niche écologique des espèces composant ces écosystèmes est indispensable (Guisan et Thuiller 2007, Holtmeier et Broll 2007). Par exemple, le modèle *PHENOFIT* appliqué à deux espèces d'Amérique du Nord (érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.)) montre que la répartition d'une espèce peut être modélisée à partir de processus biologiques tels la survie et le succès reproducteur et plus spécifiquement de processus phénologiques. La correspondance existant entre la phénologie d'une espèce et les variations climatiques saisonnières serait un déterminant majeur de sa répartition (Chuine et Beaubien 2001). Dans le cas des populations marginales de cèdre, la prise en compte du succès reproducteur permet d'avoir une idée sur leur expansion potentielle.

À ce jour, peu de travaux se sont penchés sur l'étude du fonctionnement et de la dynamique des espèces situées dans les zones de transition forestière, telle la zone de transition boréale entre la forêt mixte et la forêt coniférienne. Aussi, les études sur la limite de répartition d'une espèce sont souvent menées à grande échelle spatiale (ex : Kullman 1997, Camarero et Gutierrez 2004, Batllori et Gutierrez 2008). Or, le niveau local (ex : placette) est le plus pertinent pour comprendre les processus de recrutement (Veblen 1992). A ce niveau, les variables écologiques telles que la microtopographie, le microclimat ou le substrat influencent directement le succès reproducteur des espèces.

Plus spécifiquement, dans le cas du cèdre blanc, la reproduction sexuée est effective dans la partie nordique de son aire de répartition. Bien que la production de graines viables, les taux de germination et de survie soient plus faibles que dans la zone continue (Paul et al. 2014), la physiologie de l'espèce ne semble pas être le facteur limitant la régénération ni l'expansion des populations marginales.

C'est dans ce contexte que la présente étude s'intéresse à la dynamique spatio-temporelle de recrutement des populations marginales septentrionales de cèdre blanc, en tenant compte des variables édaphiques et climatiques locales comme variables explicatives. L'étude portera sur l'aire de répartition fragmentée du cèdre située dans la pessière noire de l'ouest du Québec.

Il s'agit d'évaluer :

1) la **capacité de maintien** des populations en décrivant la dynamique récente de régénération en relation avec les conditions climatiques passées ;

2) la **capacité d'expansion spatiale locale** des populations en lien avec les conditions édaphiques (substrat superficiel et sol sous-jacent).

1.7.2 Hypothèses

Au sein des populations marginales, le recrutement et la mortalité des individus peuvent être étroitement reliés aux variations climatiques. Cela se traduit par une synchronisation entre les variations des périodes

de recrutement et les variations saisonnières du climat, où les périodes de fort recrutement correspondent aux conditions climatiques favorables (Payette et Fillion 1985, Agren et Zackrisson 1990). Dans le cas des populations marginales de cèdre, la structure d'âge reflèterait l'influence des changements climatiques passés. Les variations de températures et de précipitations joueraient un rôle clé sur le succès reproducteur (Agren et Zackrisson 1990, Chuine et Beaubien 2001).

Hypothèse 1 : La structure démographique s'explique par les variations temporelles des températures et des précipitations.

Si la structure temporelle du recrutement est sous la dépendance des variations climatiques, la structure spatiale, en l'occurrence l'expansion des populations marginales, serait déterminée par des facteurs édaphiques. La disponibilité en substrat favorable à la germination serait responsable du succès ou de l'échec de recrutement d'origine sexuée.

Hypothèse 2 : Le déficit en substrat favorable limite l'établissement des plantules.

Enfin, de nombreuses études ont montré que la distance de dispersion des graines est souvent le facteur qui limite le plus l'établissement d'une espèce (Turner et al. 2003, Dullinger et al. 2005, Kunstler et al. 2007). Cette hypothèse sera testée en mesurant la distance de recrutement des plantules par rapport aux cèdres semenciers.

Hypothèse 3 : La distance de dispersion des graines limite l'expansion des populations.

CHAPITRE II

MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Zone d'étude

La zone d'étude est située dans le nord du Québec, au sein du domaine bioclimatique de la forêt boréale dite de la pessière à mousses, aux environs du 49^e parallèle nord. Les sites se situent à proximité des lacs disposés le long de la moraine Harricana (Figure 2a). Ce territoire appartient à la région écologique 6a définie par le Ministère des Ressources Naturelles (*Plaine du Lac Matagami*).

Le couvert forestier de fin de succession est dominé par l'épinette noire, associée à des espèces compagnes comme le sapin baumier. En début de succession, le pin gris, le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) et le peuplier faux-tremble sont les espèces dominantes au cours des premières décennies. Des éricacées (ex : *Rhododendron groenlandicum* Oeder) et des sphaignes caractérisent le sous-bois. La dynamique naturelle de ces peuplements est davantage influencée par les feux que par d'autres perturbations de la canopée comme les chablis ou les épidémies d'insectes. La nature des dépôts est organique ou minérale de texture fine ou grossière. Le climat est de type subpolaire continental, caractérisé par une courte saison de croissance avec seulement 2075 degrés-jour de croissance (DJC) à la différence de la zone de répartition continue à 200 km au sud qui présente 2528 DJC. La température annuelle moyenne est de -0,35°C (Tableau 1) et figure parmi les plus

basses du Québec méridional (Blouin et Berger 2005). Les précipitations neigeuses sont près de quatre fois plus élevées en zone marginale qu'en zone continue (Tableau 1).

Tableau 1: Moyennes climatiques annuelles des zones de répartition continue (47,5°N) et marginale (49,5°N) du cèdre au cours des 30 dernières années (Environnement Canada).

Variables	Zone continue (47,5°N)	Zone marginale (49,5°N)
Température moyenne (°C)	2,4	- 0,4
Température minimale (°C)	- 43,7	- 50,5
Température maximale (°C)	38,4	37,2
Degrés jours de croissance (DJC >0°C)	2528	2075
Pluie (mm)	665	172
Neige (mm)	242	933
Précipitations totales (mm)	908	1105

2.2 Echantillonnage

2.2.1 Sélection des sites

La recherche des sites comportant des cèdres a été réalisée à partir des lacs accessibles en canot, soit un total de six lacs. Tous les cèdres situés en bordure de lacs ont été localisés à l'aide d'un GPS. Parmi eux, vingt sites ont été sélectionnés sur la base des deux critères suivants :

- 1) présence d'au moins deux cèdres matures déterminés par la présence de cônes,

- 2) présence de régénération : cèdres au DHP³ inférieur à 5 cm.

La superficie des sites était de taille variable, s'étendant de 6 à 14 000 m² (Figure 2b).

2.2.2 Structure spatiale

Les bordures de chacun des sites ont été définies par le cèdre mature le plus excentré et présentant des cônes et ce, de part et d'autre du site (Figure 3a). A partir de ce cèdre, un transect de 2 mètres de large et parallèle au lac a été mis en place. Sur ces transects, la régénération a été quantifiée sur des quadrats de 2 m² (2 m × 1 m) où tous les individus (cèdres, sapins, épinettes noires) ont été comptés et assignés à l'une des classes suivantes combinant hauteur et âge :

- 0-5 cm (semis de l'année)
- 0-5 cm (semis de 1 an)
- 0-5 cm (semis de 2 ans et plus)
- 5-10 cm
- 10-25 cm
- 25-50 cm
- 50-75 cm
- 75-100 cm
- 100-150 cm
- 150 cm et DHP < 5 cm

³ DHP : diamètre à hauteur de poitrine

Vers l'extérieur du site, les quadrats étaient répartis tous les 2 mètres jusqu'à l'obtention de trois quadrats successifs en l'absence de cèdres. Vers l'intérieur, trois quadrats similaires ont été délimités suivis de 2 quadrats espacés de 5 mètres (Figure 3b). Dans chaque quadrat, le substrat majoritaire couvrant le sol minéral a été défini et attribué à l'une des classes suivantes :

- matière organique
- mousse
- bois mort plus ou moins décomposé
- bois mort recouvert ou non de mousse

L'état de décomposition du bois mort a été déterminé à partir de la clé de description de Hunter (1990).

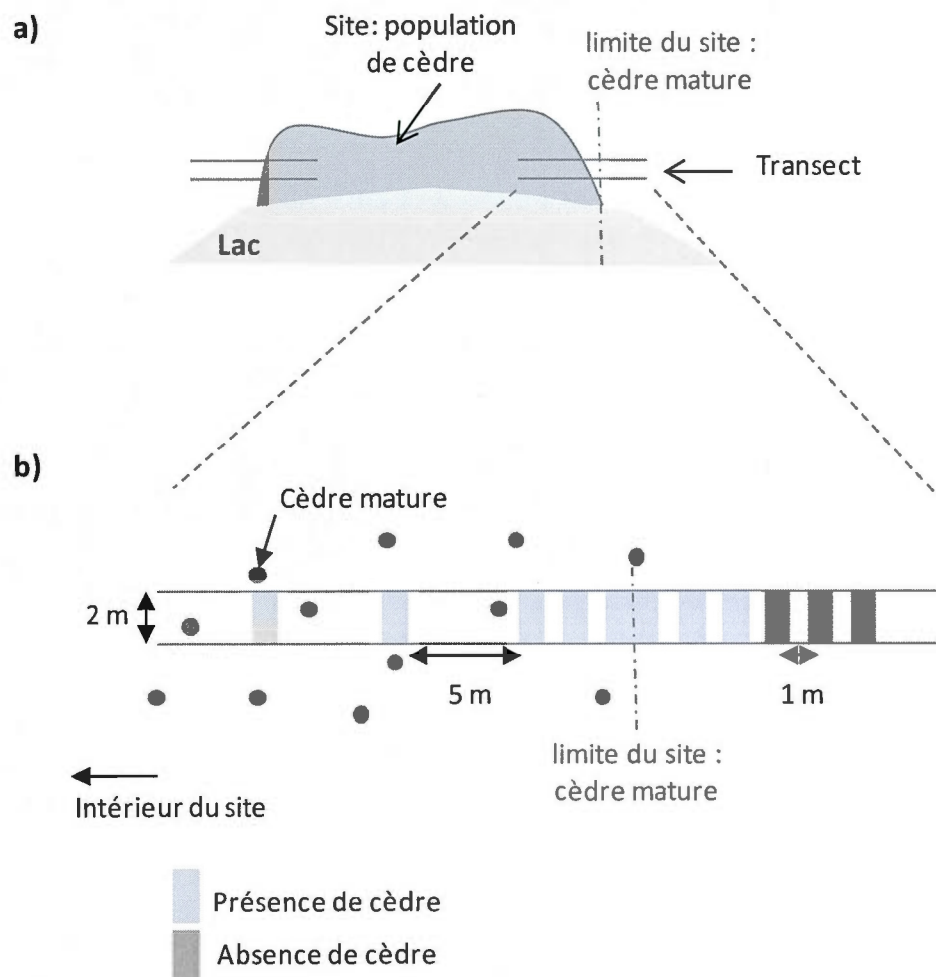


Figure 3: a) Localisation des transects en bordure de site. b) Disposition des quadrats sur le transect.

Afin d'évaluer le lien entre la présence de plantules d'origine sexuée (semis) et le type de substrat, 120 semis de cèdre de taille inférieure à 5 cm et 120 points en l'absence de semis ont été sélectionnés de manière aléatoire à l'extérieur des sites. Pour chaque point et semis, le substrat a été caractérisé. En outre, les distances aux trois arbres semenciers les plus proches, D1, D2 et D3 par ordre croissant, ont été mesurées afin de déterminer la variable, substrat ou distance, expliquant le mieux l'occurrence de semis (Figure 4).

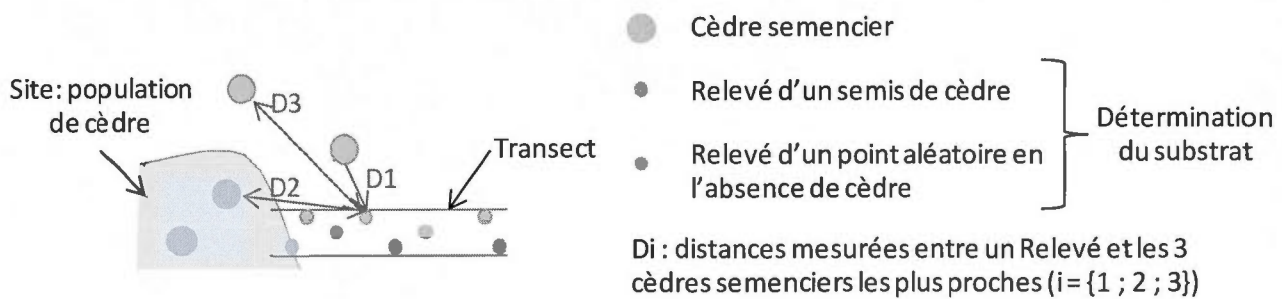


Figure 4: Plan d'échantillonnage.

Afin de comparer les caractéristiques pédologiques, des échantillons de matières minérale et organique ont été prélevés de la manière suivante : trois échantillons à l'intérieur des sites et trois de part et d'autre des sites (Figure 5). Lorsque deux couches de matière minérale de couleurs distinctes étaient présentes, elles étaient traitées séparément (MM1 et MM2) (Figure 6). Pour chaque échantillon, l'épaisseur de la couche organique a été mesurée. Les taux de sables, de limons et d'argiles (granulométrie) ont été évalués sur les échantillons de matière minérale (protocole en annexe C). Les analyses biochimiques, réalisées au Centre de Foresterie des Laurentides du Service Canadien des Forêts, ont permis de déterminer le pH, la capacité d'échange cationique (CEC) et les quantités de cations disponibles (protocoles en annexes D et E). Le ratio carbone/azote (C/N) a également été calculé (protocole en annexe F). Un faible ratio indique une richesse en nutriments azotés et un taux élevé de minéralisation (Campbell 1978), témoignant une bonne activité microbienne.

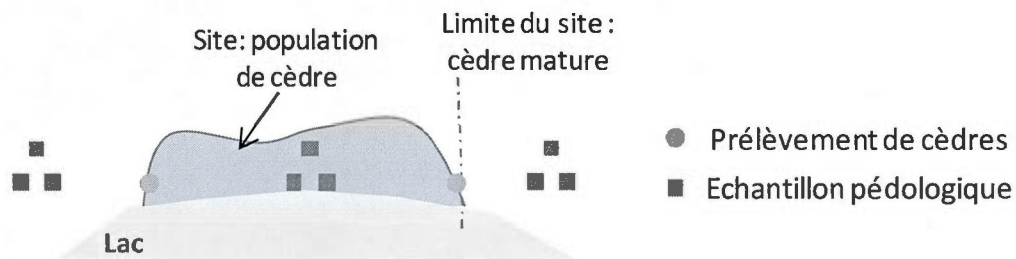


Figure 5: Localisation des échantillons de matières minérales et organiques et des prélèvements de cèdres de DHP < 5 cm.

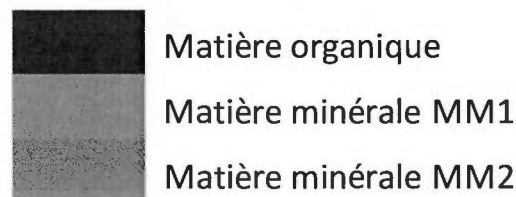


Figure 6: Profil pédologique rencontré à l'intérieur et à l'extérieur des sites et distinction des 3 trois couches échantillonnées. MM1 et MM2 étant les couches de matière minérale supérieure et inférieure respectivement.

2.2.3 Structure d'âge

L'âge minimal des cèdres de chaque site a été déterminé en dénombrant le nombre de cernes annuels de croissance à l'aide de carottes de bois (biopsie) prélevées à la base du tronc, sur les 2 ou 3 plus gros cèdres à hauteur de poitrine (DHP), soit un total de 53 individus. Cinquante épinettes noires et 54 sapins ont également été carottés et datés au sein de chaque site contenant des cèdres. Les carottes ont été polies à l'aide de papier sablé afin de faire apparaître les cernes de croissance. Les cernes ont été datés à la loupe binoculaire.

Un total de 967 cèdres de DHP inférieur à 5 cm a été prélevé à l'intérieur ($n = 536$) et en bordure des sites ($n = 431$). Le prélèvement en bordure était situé au niveau du dernier cèdre mature (Figure 5). La majorité des individus prélevés étaient des marcottes, c'est-à-dire des individus issus de l'enracinement de tiges, séparées ou non de l'arbre-père. Les structures d'âge feront donc apparaître un biais dû au processus de marcottage (délai entre la naissance de la tige et son enracinement). L'âge minimum des individus a été déterminé par datation des cernes annuels de croissance sur des sections transversales de la tige. Ces sections, effectuées au niveau de la première racine supérieure (Figure 7), ont été polies et datées à la loupe binoculaire. Afin de déterminer l'âge minimum de marcottage d'une plantule d'origine sexuée (arbre-père), 13 plantules d'origine sexuée ayant marcotté ont été récoltées. Chacune d'elles avaient donné naissance entre 1 et 5 marcottes (présence d'un lien de connexion). Tous ces individus ont été datés et l'âge minimum de marcottage a été estimé en soustrayant l'âge de la marcotte la plus âgée à celui de l'arbre-père.

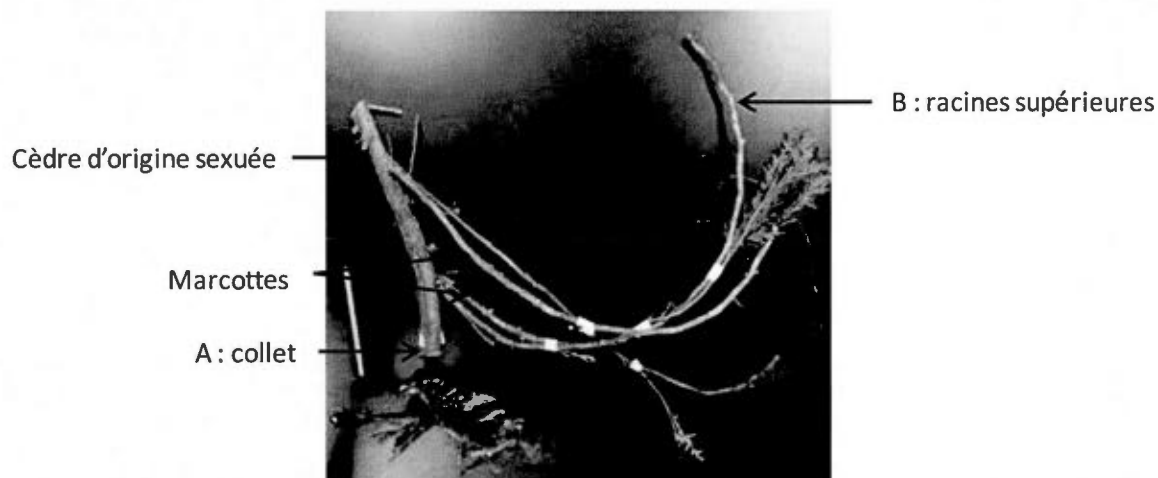


Figure 7: Localisation des sections transversales (A et B) sur les cèdres issus de reproduction sexuée (graine) et asexuée (marcotte).

2.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (version 3.0.1).

La comparaison des structures d'âge du cèdre entre l'intérieur et la bordure de sites a été effectuée à l'aide du test non-paramétrique de Kolmogorov-Smirnov (KS) car les taux de recrutement ne suivaient pas une loi normale (test de Shapiro-Wilk, $p < 0,01$). Ce test a été employé sur les données brutes et standardisées z_i (eqn. 3). La standardisation des données a été effectuée afin d'avoir deux échantillons comparables puisque les quantités de cèdres récoltés à l'intérieur et en bordure des sites étaient différentes (536 et 431 respectivement).

$$z_i = \frac{x_i - \bar{x}}{\sigma} \quad \text{eqn.3}$$

Où x_i est le nombre de cèdre dans la classe d'âge i , \bar{x} et σ sont respectivement la moyenne et l'écart-type des densités d'individus sur la période étudiée.

La nature du recrutement a été caractérisée en appliquant les fonctions *Exponentielle négative* (eqn. 1) et *Puissance* (eqn. 2). La première suppose un taux de mortalité constant dans le temps chez la population étudiée. La seconde suppose un taux de mortalité qui diminue avec l'âge et est généralement mieux adaptée aux espèces longévives (Hett et Loucks 1971, 1976, Tardif et al. 1994) tel que le cèdre (Larson et Kelly 1991, Archambault et Bergeron 1992)

$$\text{Fonction Exponentielle : } y = y_0 e^{-bx} \quad \text{eqn.1}$$

$$\text{Sous forme linéarisée : } \log(y) = \log(y_0) - bx$$

$$\text{Fonction Puissance : } y = y_0 x^{-b} \quad \text{eqn.2}$$

$$\text{Sous forme linéarisée : } \log(y) = \log(y_0) - b \log(x)$$

Où y est le nombre de cèdres d'âge x (en années), y_0 est le taux de recrutement annuel et b , le taux de mortalité. Afin de considérer les classes d'âge marquées par une densité nulle de cèdres, la valeur 1 a été ajoutée à la densité de chaque classe, avant la transformation logarithmique. Une validation croisée a été effectuée sur chacun des modèles afin de déterminer l'erreur de prédiction et ainsi le modèle mieux adapté.

La méthode des moindres carrés généralisés (GLS : *generalized least squares*) a été employée afin d'évaluer si les variables climatiques annuelles et mensuelles avaient un effet sur les taux de recrutement.

Ceux-ci ont été moyennés sur 3 ans afin de s'affranchir d'éventuelles erreurs de datation. Les données climatiques ont été obtenues par interpolation des enregistrements des stations météorologiques les plus proches à l'aide du logiciel de simulation BioSim (Regniere et Bolstad 1994). La structure autorégressive d'ordre 1 a été employée du fait d'une auto-corrélation des données climatiques d'une année à l'autre : les variables climatiques de l'année n sont supposées dépendre de celles de l'année $n-1$. Les relevés climatiques n'étant disponibles qu'à partir de 1930, les données étaient considérées sur la période [1930 - 2011]. Les variables mensuelles (resp. annuelles), considérées de avril à août, correspondant à la période de végétation, étaient :

- Somme mensuelle (resp. annuelle) des degrés-jour de croissance ($>5^{\circ}\text{C}$),
- Moyenne mensuelle (resp. annuelle) des températures minimales,
- Moyenne mensuelle (resp. annuelle) des températures maximales,
- Moyenne mensuelle (resp. annuelle) des températures moyennes,
- Somme mensuelle (resp. annuelle) des précipitations (mm),
- Indice de sécheresse mensuel (resp. annuel) (*Drought Code* ; évaluation du taux d'humidité moyen des couches organiques compactes profondes (Girardin et Wotton 2009)). Cette variable n'a pas été considérée pour le mois d'avril car sa valeur est nulle.

Du fait de la présence de corrélation entre les variables, seules trois variables ont été retenues pour chacun des modèles. Ceux-ci étaient de la forme :

$$gls(nb.cedre \sim Var.Clim1 + Var.Clim2 + Var.Clim3, \\ correlation=corAR1())$$

Où *nb.cedre* est le nombre de cèdres nés entre *i* et *i* + 3 où *i* = {1930 ; 1933 ; 1936 ; ... ; 2008} reten. *Var.Clim1*, *Var.Clim2* et *Var.Clim3* sont les variables climatiques retenues.

A partir des cèdres récoltés, mesurés et datés à l'intérieur des sites, l'âge moyen a été déterminé pour chacune des classes de hauteur afin d'établir une relation entre la hauteur et l'âge des individus (graphique en Annexe B). Les âges moyens obtenus ont été appliqués aux cèdres mesurés (mais non récoltés ni datés) sur l'ensemble du transect. L'extrapolation de cette relation a permis d'estimer le taux d'expansion de l'ensemble des populations marginales échantillonnées via une régression linéaire.

Des modèles mixtes ont été effectués afin d'identifier les variables (distance, substrat, densité de sapins, densité d'épinettes noires) expliquant le mieux la densité de cèdres le long du transect. La comparaison et la sélection des modèles ont été effectuées sur la base du critère d'information d'Akaike (Burnham et Anderson 2004). Les modèles étaient de type :

$$lme(\log.nb.cedre \sim substrat.maj + nb.sapin + nb.epinette + \\ distance, random=\sim 1|site/transect)$$

Où *nb.cedre*, *nb.sapin* et *nb.epinette* sont respectivement les densités de cèdres, sapins et épinettes noires dénombrés dans un quadrat du transect. *Substrat.maj* correspondant au type de substrat majoritaire présent dans le quadrat considéré. *Distance* et la distance en mètre du quadrat par rapport au site. *random= $\sim 1|site/transect$* prend en compte la variabilité entre les sites et entre les deux transects d'un même site.

L'association entre la présence de plantule et le type de substrat a été évaluée à l'aide d'un test du χ^2 . La distribution attendue des semis de cèdre sur chacun des substrat (hypothèse H_0) correspond à celle des points aléatoires en l'absence de semis, dont la distribution est représentative de la composition en substrat sur le transect.

Des régressions logistiques appariées ont été effectuées afin d'identifier laquelle des deux variables, substrat ou distance aux semenciers, expliquait le mieux la présence ou l'absence de plantule (cf. Figure 4). Du fait d'une corrélation entre les distances D1 et D2 d'une part, et D2 et D3 d'autre part, la distance D2 n'a pas été prise en compte dans les régressions logistiques. Celles-ci étaient de la forme :

$$clogit(presence.absence \sim D1 + D3 + substrat + strata(paire))$$

Où *paire* correspond à l'appariement d'un relevé avec un semis de cèdre et d'un relevé sans cèdre (point aléatoire) sur un même site.

La comparaison et la sélection des modèles ont été effectuées sur la base du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) du poids d'Akaike. L'AICc est le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et se calcule ainsi :

$$AICc = -2 \log L + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1} \quad \text{eqn. 4}$$

Où L est la vraisemblance du modèle, k est le nombre de paramètres et n , le nombre d'observations. L'AICc (eqn. 4) est recommandé pour de petits échantillons, c'est-à-dire lorsque le ratio $n/K < 40$ (signifiant qu'il y a 40 fois moins d'observations que de paramètres dans le modèle (Burnham et Anderson 2004). Le poids d'Akaike (w_i) indique la probabilité qu'un modèle donné soit le plus parcimonieux (Mazerolle, 2006). Lorsqu'aucun modèle ne présentait un poids inférieur à 0,90, une inférence multi-modèle a été effectuée à l'aide de la fonction *modavg* (package AICcmodavg ; <http://CRAN.Rproject.org/package=AICcmodavg>). Cette fonction donne une meilleure estimation de la variable sélectionnée en tenant compte du support en faveur des différents modèles.

Des ANOVA ont permis de comparer les variables pédologiques. Elles étaient de la forme :

$$aov(\text{azote} \sim \text{site} + \text{traitement})$$

Où le *traitement* correspond à la localisation de l'échantillon, soit Intérieur ou Extérieur du site.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3.1 Structure d'âge des individus présents dans les sites

Pour l'ensemble des sites étudiés, très peu voire aucun cèdre mort n'a été observé. Les cèdres étaient en moyenne plus âgés que les épinettes noires et les sapins (Figure 8).

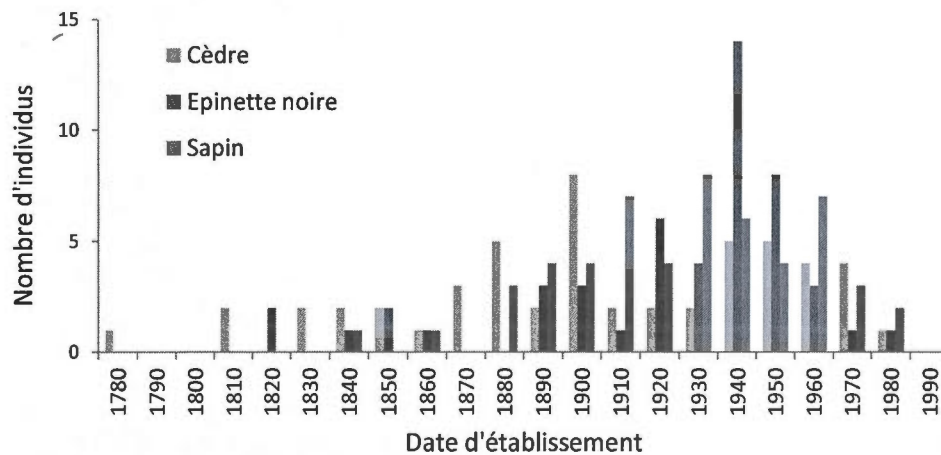


Figure 8: Structures d'âge des cèdres (n=53), des épinettes noires (n=50) et des sapins (n=54) par classe de 10 ans, pour tous les sites échantillonnés.

Sur plus de la moitié des sites, les cèdres étaient plus âgés que les épinettes noires (Tableau 2) :

Tableau 2: Age estimé de l'individu le plus vieux (cèdre, épinettes noires, sapins) sur chacun des sites échantillonnés.

Site	Date du dernier feu (Bergeron et al. 2004)	Cèdres	Epinettes noires	Sapins
1	1825	1586	-	-
2	1775	1718	1903	1900
3	1775	1860	1892	1888
4	1775	1937	1951	1860
5	1775	1815	1944	1888
6	1775	1944	1903	1902
7	1775	1885	1914	1932
8	1775	1961	1858	1914
9	1775	1870	1820	1914
10	1775	1843	1940	1916
11	1825	1850	1827	1848
12	1825	1852	1934	1904
13	1825	1845	1848	1883
14	1825	1926	1898	1899
15	1825	1876	1923	1925
16	1825	1945	1898	1899
17	1825	1785	-	1946
18	1825	1886	1954	1931
19	1775	1953	1900	1930
20	1825	1906	1920	1948

3.2 Structure d'âge de la régénération des cèdres

3.2.1 Description de la structure d'âge

Aucun ou très peu de semis de taille inférieure à 5 cm ont été dénombrés dans l'ensemble des sites (Figure 9). Les structures d'âge des cèdres de DHP inférieur à 5 cm sont similaires à l'intérieur et en bordure des sites. Le test de KS n'a révélé aucune différence significative que ce soit sur les données brutes ou standardisées ($D = 0,09$; $p = 0,99$). Les deux structures d'âge font apparaître une diminution rapide de la densité de cèdres de 1990 à aujourd'hui (Figure 9).

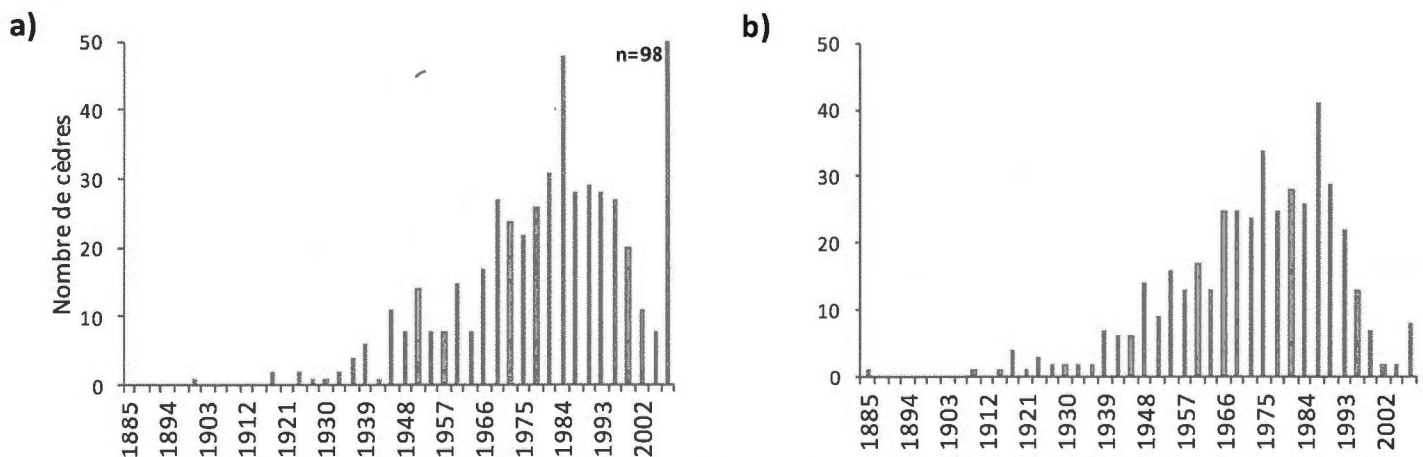


Figure 9: Structure d'âge des cèdres de DHP inférieur à 5 cm récoltés dans les 20 sites : à l'intérieur des sites (a) et en bordure des sites (b). Les taux de recrutement sont considérés par classe d'âge de trois ans. NB : seul le site 1 comptait des semis (n=98).

Les plantules d'origine sexuée ont commencé à produire des marcottes à un âge moyen (\pm écart-type) de 20 ± 11 ans. L'âge minimum de marcottage s'étendait entre 4 et 36 ans. Ainsi, la forte diminution du

recrutement depuis 1990 peut s'expliquer par le délai de marcottage (temps écoulé entre la naissance de la branche et son enracinement), car lorsque les branches s'enracinent, elles donnent naissance à une marcotte qui se trouve déjà âgée de 20 ans en moyenne.

3.2.2 Nature du recrutement

Tenant compte du délai de marcottage, la nature du recrutement a été étudiée sur la période 1885-1990 en appliquant les fonctions *Puissance* et *Exponentielle négative*. Les coefficients de détermination des deux régressions linéaires étaient significatifs ($R^2 = 0,87$ et $R^2 = 0,92$ respectivement ; $p < 0,001$). Le meilleur ajustement du modèle *Exponentiel négatif* aux données témoigne d'un taux de recrutement constant au cours du temps (Figure 10ab).

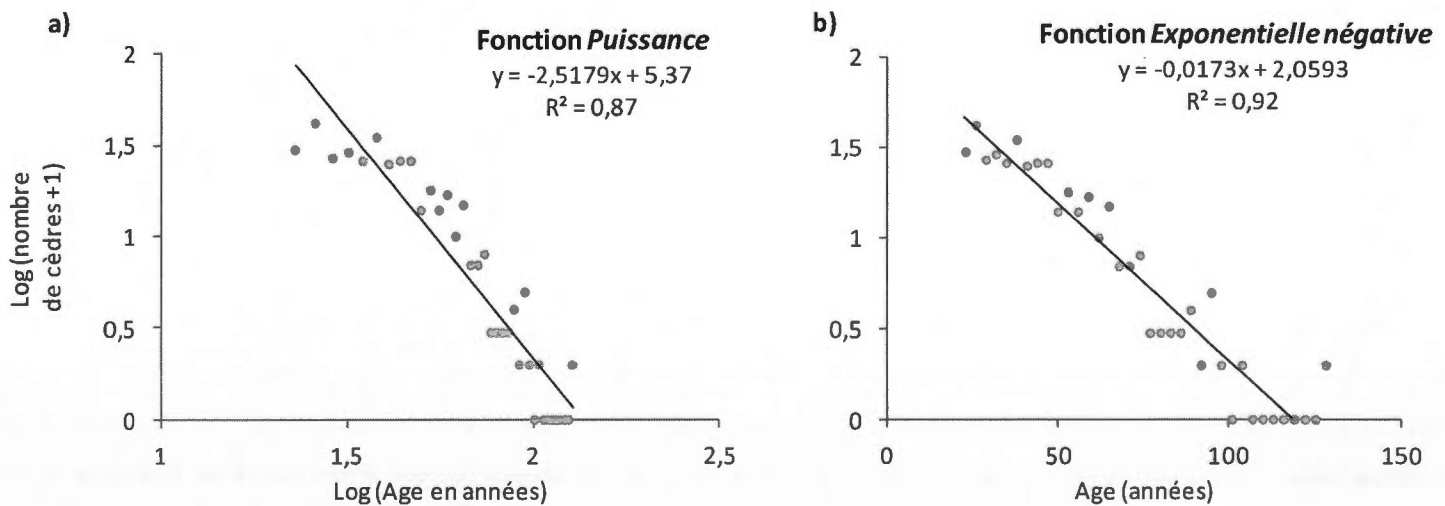


Figure 10: Application de la fonction *Puissance* (a) et de la fonction *Exponentielle négative* (b) à la structure d'âge des cèdres récoltés en bordure des sites. Seules les données de 1885 à 1990 sont considérées du fait du délai de marcottage.

La validation croisée donne une erreur moyenne de prédiction similaire pour chacun des modèles : 0,114 pour le modèle de *Puissance* et 0,116 pour le modèle *Exponentiel négatif*.

3.2.3 Influence des variations climatiques

Parmi les modèles (GLS) considérés testant l'effet des variables climatiques annuelles sur les taux de recrutement, le modèle C incluant la moyenne annuelle des températures minimales et la somme annuelle des degrés-jour de croissance (DJC) présente l'AIC le plus faible. Il explique donc le mieux les taux de recrutement (Tableau 3). Parmi ces deux variables, seule la deuxième est significative (-0,067 ; IC à 95% : [-0,120 ; -0,013]). La valeur négative du paramètre indique que le taux de recrutement diminue lorsque la somme des DJC augmente.

Tableau 3 : Estimations des paramètres et AIC (Akaike Information Criterion) des modèles GLS. Les intervalles de confiance des estimations sont données entre crochets. DJC = somme annuelle des degrés-jours de croissance ($>5^{\circ}\text{C}$) ; Tmax = moyenne annuelle des températures maximales ; Tmin = moyenne annuelle des températures minimales ; P = somme annuelle des précipitations (mm). Les cases grises indiquent les variables non prise en compte dans le modèle. Les données climatiques annuelles et les taux de recrutement sont considérés par classe de 3 ans.

Modèles candidats	Variables considérées	DJC	Tmax	Tmin	P	AIC
A	DJC Tmax Tmin P	-0,073* [-0,130 ; -0,015]	-2,612 [-4,180 ; 9,403]	2,671 [-3,260 ; 8,602]	-0,003 [-0,038 ; 0,031]	176
B	DJC Tmin P	-0,067* [-0,122 ; -0,012]		3,939 [-1,056 ; 8,934]	-0,0006 [-0,032 ; 0,033]	179
C	DJC Tmin	-0,067* [-0,120 ; -0,013]		3,916 [-0,934 ; 8,766]		170
D	DJC	-0,043* [-0,090 ; -0,003]				174

Quant aux variables climatiques mensuelles, très peu ont un effet significatif (Tableau 4). L'interprétation de ces dernières mène à des contradictions. Par exemple, la température maximale moyenne du mois de juillet a un effet significatif négatif (-4,024 ; IC à 95% : [-7,085 ; -0,962]) alors que celle du mois d'août un effet significatif positif (3,174 ; IC à 95% : [0,434 ; 5,914]) (Tableau 4).

Tableau 4 : Estimations des paramètres et AIC (Akaike Information Criterion) des modèles GLS. Les intervalles de confiance des estimations sont données entre crochets. DJC = somme annuelle des degrés-jours de croissance ($>5^{\circ}\text{C}$) ; Tmax = moyenne annuelle des températures maximales ; Tmin = moyenne annuelle des températures minimales ; P = somme mensuelle des précipitations (mm) ; IS = Indice de sécheresse. Les cases grises indiquent les variables non prise en compte dans le modèle. Les données climatiques mensuelles et les taux de recrutement sont considérés par classe de 3 ans.

Modèles candidats	Variables considérées	DJC	Tmax	Tmin	P	AIC
A V R I L						
A	DJC Tmax Tmin P	0,155 [-0,180 ; 0,489]	0,353 [-3,274 ; 3,979]	1,862 [-0,599 ; 4,323]	0,153 [-0,044 ; 0,351]	169
B	DJC Tmax Tmin	0,236 [-0,093 ; 0,566]	-1,073 [-4,313 ; 2,167]	2,305 [-0,177 ; 4,786]		166
C	DJC Tmin	0,154 [-0,059 ; 0,367]		1,775 [-0,094 ; 3,645]		168
D	DJC	0,216* [0,000 ; 0,431]				171

Modèles candidats	Variables considérées	Tmax	Tmin	P	AIC
M A I					
A	Tmax Tmin P	-1,565 [-4,282 ; 1,151]	1,098 [-3,021 ; 5,218]	0,026 [-0,078 ; 0,131]	173
B	Tmax Tmin	-1,752 [-4,298 ; 0,794]	1,314 [-2,612 ; 5,240]		167
C	Tmin	-1,044 [-2,433 ; 0,345]			168

Modèles candidats	Variables considérées	DJC	Tmax	Tmin	P	AIC
J U I N						
A	DJC Tmax Tmin P	-0,028 [-0,138 ; 0,082]	-1,877 [-6,026 ; 2,271]	-0,736 [-4,667 ; 2,196]	-0,112 [-0,298 ; 0,074]	176
B	Tmax Tmin P		-1,754 [-5,776 ; 2,268]	-1,014 [-4,704 ; 2,675]	-0,100 [-0,275 ; 0,075]	170
C	Tmin P			-2,155 [-4,727 ; 0,407]	-0,079 [-0,246 ; 0,087]	172
D	Tmin			-1,779 [-4,208 ; 0,649]		168

J U I L L E T						
A	IS Tmax Tmin P	-0,036 [-0,134 ; 0,062]	-3,760 [-7,591 ; 0,071]	-0,603 [-3,800 ; 2,595]	-0,023 [-0,147 ; 0,101]	174
B	IS Tmax Tmin	-0,025 [-0,102 ; 0,051]	-3,634 [-7,307 ; 0,039]	-0,747 [-3,771 ; 2,779]		169
C	Tmax Tmin		-3,555 [-7,147 ; 0,036]	-0,779 [-3,740 ; 2,182]		162
D	Tmax		-4,024* [-7,085 ; -0,962]			163

Modèles candidats	Variables considérées	DJC	Tmax	Tmin	P	AIC
A O U T						
A	IS Tmax Tmin P	-0,000 [-0,078 ; 0,078]	2,980 [-0,343 ; 6,303]	0,552 [-3,903 ; 5,007]	0,012 [-0,132 ; 0,155]	177
B	Tmax Tmin P		2,985 [-0,134 ; 6,103]	0,546 [-3,264 ; 4,355]	0,012 [-0,098 ; 0,122]	170
C	Tmax Tmin		3,022 [-0,001 ; 6,045]	0,485 [-3,185 ; 4,155]		164
D	Tmax		3,174* [0,434 ; 5,914]			165

3.3 Structure spatiale de la régénération

Le long des transects, un total de 1078 cèdres, 1030 sapins et 442 épinettes noires de diamètre inférieur à 5 cm a été échantillonné. Au sein des sites, les proportions des trois espèces étaient constantes (Figure 11b). La proportion d'épinettes noires restait relativement constante entre l'intérieur et l'extérieur des sites (Figure 11b). Vers l'extérieur des sites, la densité de cèdres diminuait significativement de manière exponentielle ($R^2 = 0,91$; $p < 0,001$) au profit des sapins : plus la distance à l'arbre mature marquant la limite du site augmentait, moins il y avait de recrutement. La valeur nulle était atteinte pour une distance de 13 m (Figures 11b et 12a).

En séparant les individus par classe de hauteur, les cèdres les plus petits (classes 0-5 et 5-10 cm) sont peu abondants à l'intérieur comme à l'extérieur des sites (Figure 12c). Toutes les autres classes de hauteur

sont comparativement plus abondantes à l'intérieur (Figure 13) et en bordure des sites (Figures 12b et 13). Malgré cette différence, quelque que soit la hauteur des cèdres, toutes les classes connaissent une diminution exponentielle vers l'extérieur (Figure 12b).

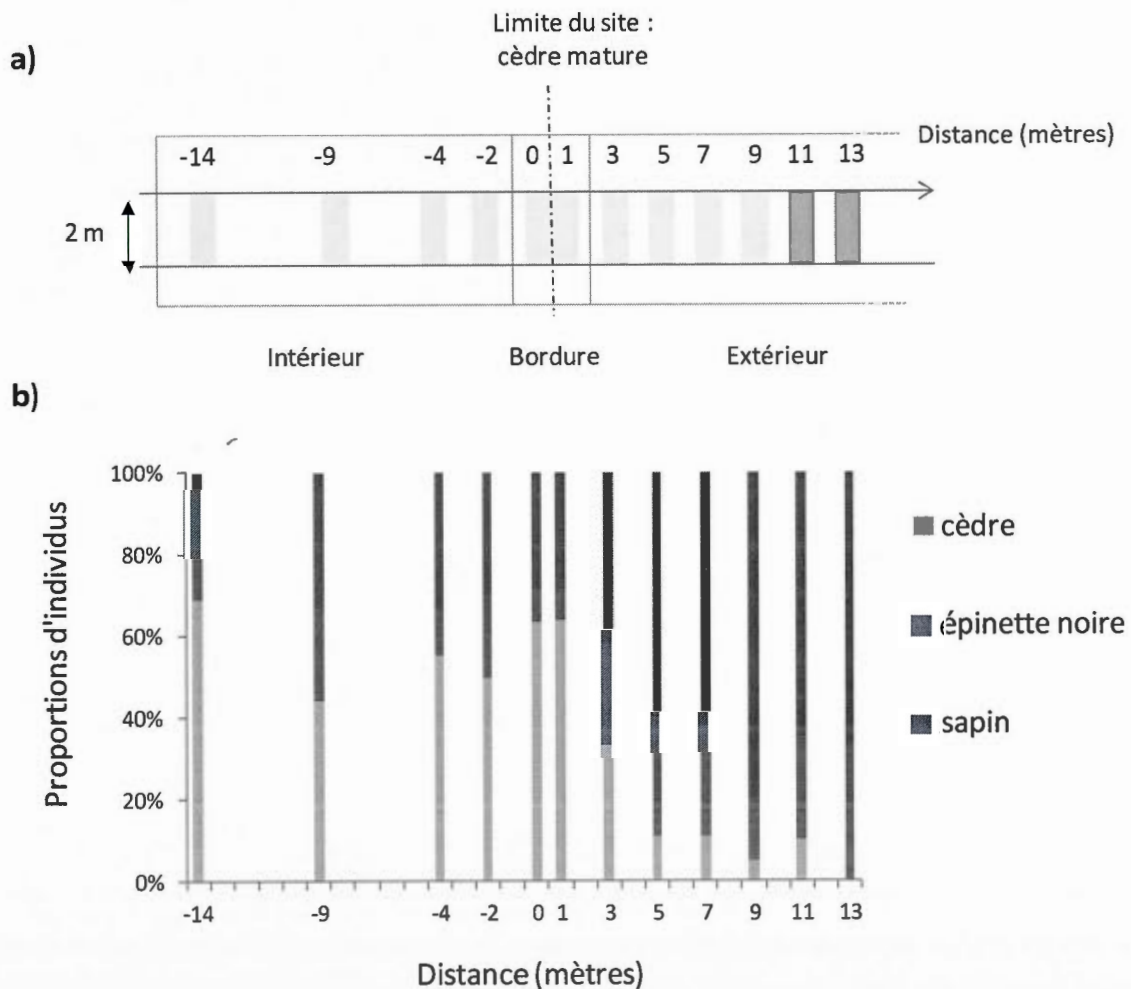


Figure 11: a) Disposition des quadrats le long du transect et délimitation des trois zones (intérieur, bordure et extérieur). b) Proportions du nombre de cèdres, sapins et épinettes noires sur le transect. La distance 0 étant la bordure du site délimitée par le cèdre mature le plus excentré.

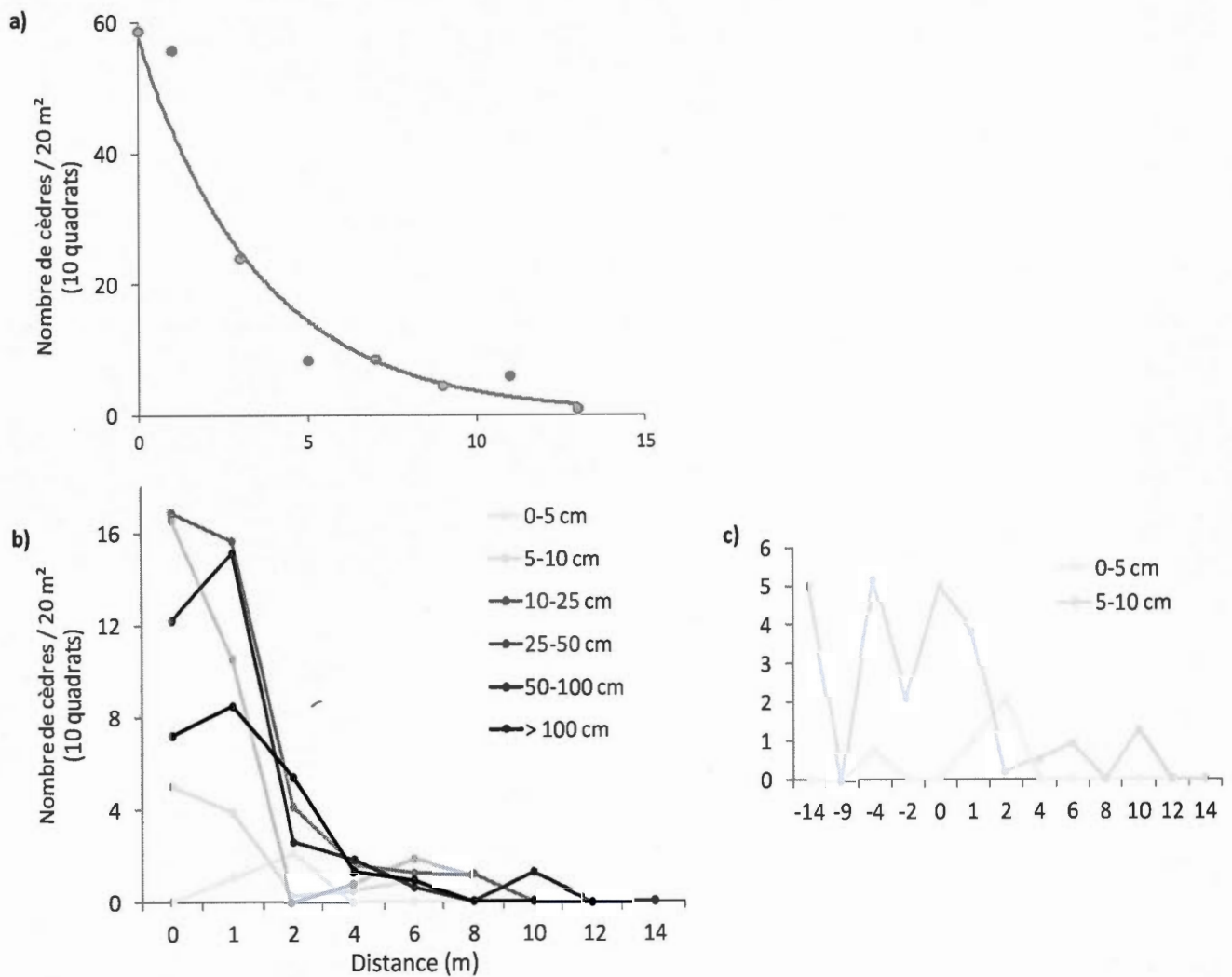


Figure 12: Relation entre la densité de cèdres (considérée sur 10 quadrats) et la distance au site : a) toutes les classes de hauteur confondues (portions extérieure du transect uniquement) ; b) classes de hauteur distinctes (portions extérieure du transect uniquement) ; c) petites classes de hauteur (intérieur et extérieur). La distance 0 étant la bordure du site délimitée par le cèdre mature le plus excentré.

Pour chacune des classes de hauteur, l'abondance de cèdres a été évaluée en fonction de celle d'épinettes noires et de sapin le long du transect (Figure 13). Quelque soit la localisation sur le transect, l'abondance de plantules de taille inférieure à 5 cm était faible pour le cèdre et l'épinette, sauf pour le sapin à l'extérieur des sites (Figure 13). La présence de cotylédons témoignait d'une origine sexuée de ces plantules. A l'intérieur et en bordure des sites, les plantules de cèdre de taille comprise entre 10 et 75 cm étaient majoritaires. La croissance lente sous couvert résulte en un "effet d'accumulation" d'individus d'âges différents au sein d'une même classe de hauteur intermédiaire. A l'extérieur des sites, les sapins étaient majoritaires et les cèdres minoritaires dans la plupart des classes de hauteur. Les épinettes noires étaient plus abondantes à l'extérieur. La présence d'épinettes matures à l'extérieur des sites peut être responsable de l'augmentation d'épinettes dans les classes intermédiaires (marcottage).

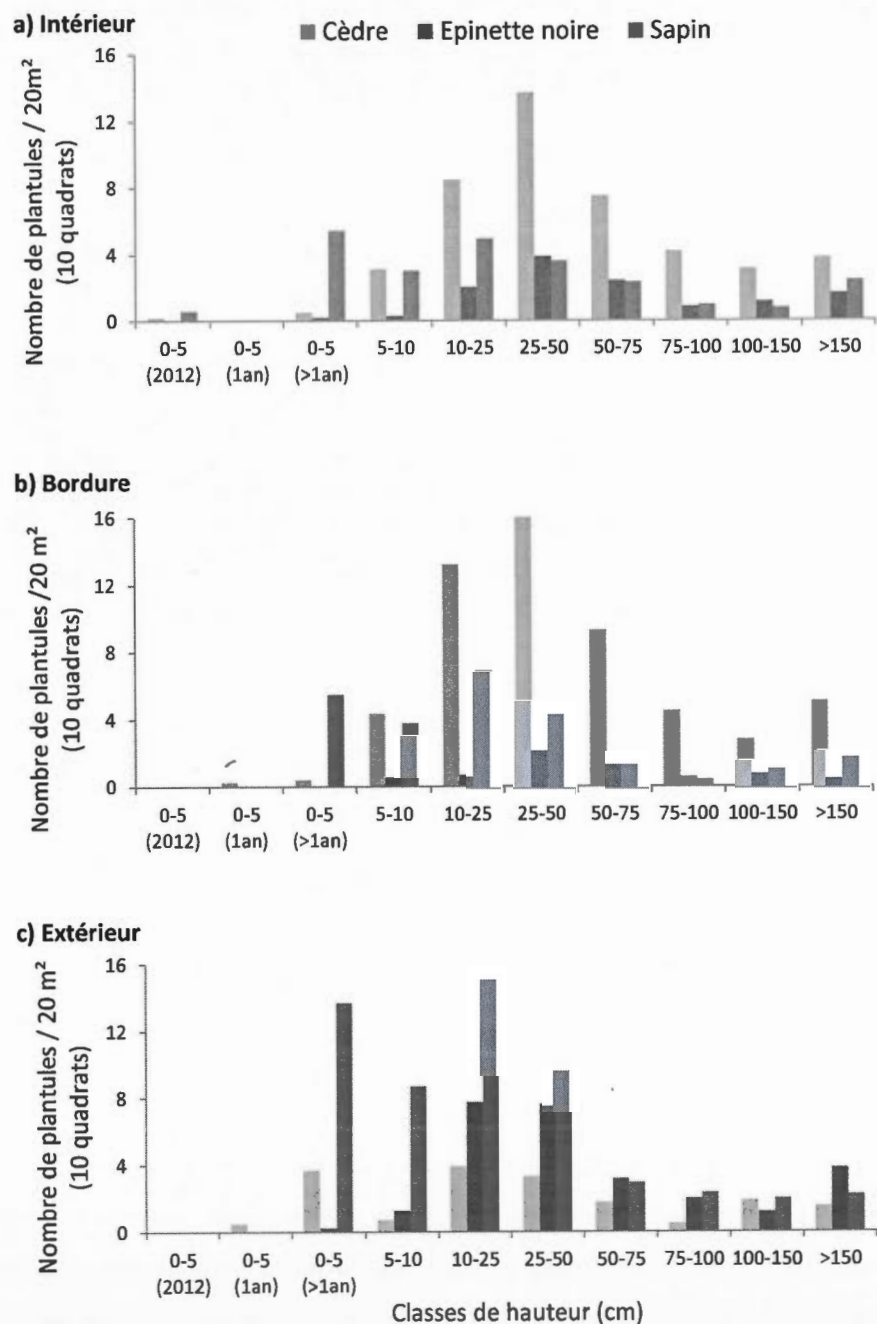


Figure 13: Proportions de cèdres, sapins et épinettes noires dans chacune des zones en fonction des classes de hauteur: a) intérieur du site, b) bordure du site, c) extérieur du site. Se référer à la figure 12a pour la délimitation des zones.

3.3.1 Taux d'expansion des populations marginales

La relation obtenue entre l'âge et la hauteur des cèdres (Annexe B) a été extrapolée à l'ensemble des cèdres mesurés sur les transects. La régression linéaire ($R^2 = 0,95$; $p < 0,001$) appliquée sur la partie extérieure du transect (Figure 14) indique une diminution de l'âge lorsque la distance au site augmente, ce qui signifie que plus la distance à l'arbre semencier le plus excentré augmente, plus les cèdres sont jeunes. Le cèdre nécessite environ trois ans et demi pour coloniser une distance d'un mètre ; autrement dit, le taux d'expansion est de $1/36 = 0,28$ m / an (Figure 14). Cette faible expansion pourrait être le résultat de marcottes (produites par l'arbre le plus excentré) ayant elles-mêmes marcotté les années suivantes.

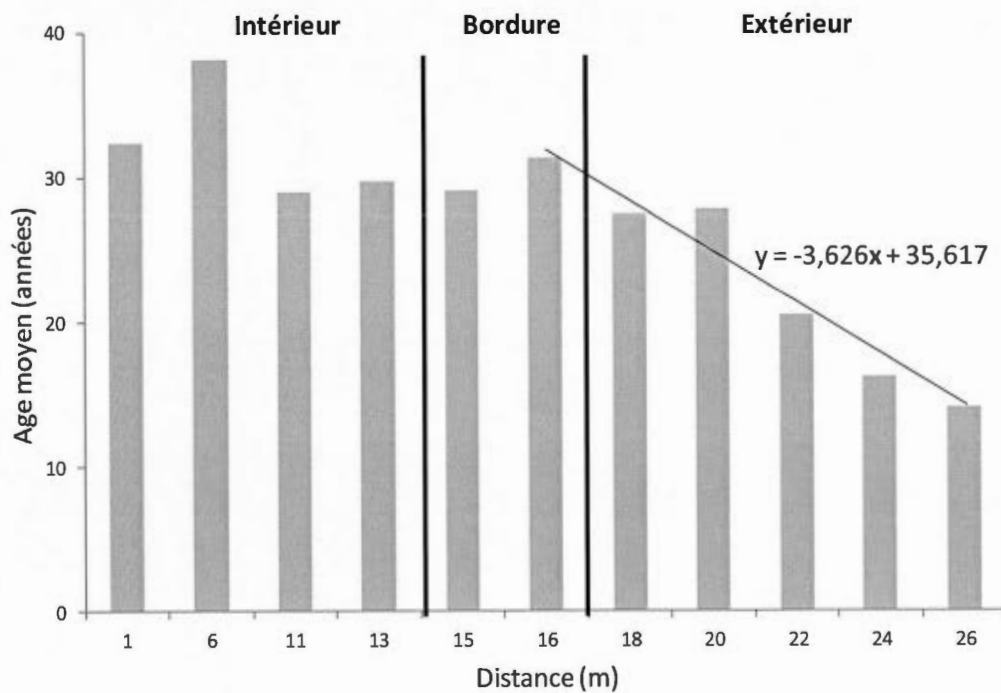


Figure 14: Age moyen des cèdres en fonction de la distance au site. La régression linéaire a été appliquée uniquement sur les données de la zone extérieure.

3.3.2 Caractérisation du substrat le long du transect

Le substrat est invariable le long du transect et demeure similaire entre l'intérieur et l'extérieur des sites (Figure 15). La couverture de mousse est le substrat majoritaire couvrant en moyenne $55 \pm 9\%$ du sol contre $37 \pm 12\%$ pour la matière organique et respectivement $5 \pm 4\%$ et $3 \pm 5\%$ de bois mort peu et très décomposé.

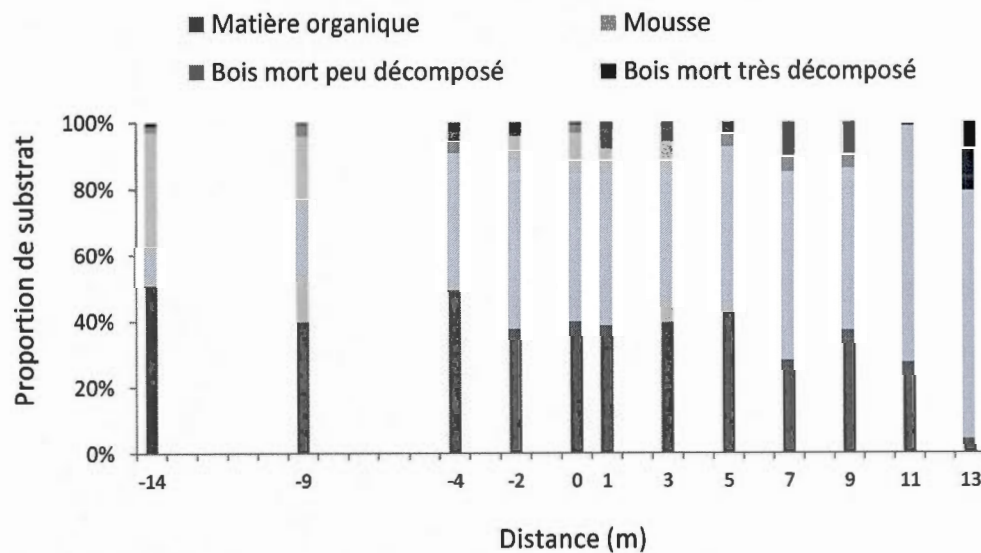


Figure 15: Proportions des types de substrat le long du transect, à l'intérieur et à l'extérieur des sites. Voir la figure 12a pour la localisation des quadrats sur le transect.

3.3.3 Facteurs expliquant la densité de cèdres

Les variables expliquant le mieux la densité de cèdres de DHP inférieur à 5 cm sont la densité d'épinettes noires (DHP < 5 cm) et la distance au site d'échantillonnage, qui ont toutes deux un effet négatif significatif (Tableau 5).

Tableau 5 : Estimations des paramètres des variables des trois modèles présentant le plus faible critère d'information Akaike (AIC) sur un total de six modèles. Les intervalles de confiance des estimations sont données entre crochets.

Modèles candidats	Variables considérées	Densité de sapins (nombre.4m ⁻²)	Densité d'épinettes (nombre.4m ⁻²)	Distance (m)	AIC
A	- Densité d'épinettes - Distance		-0,025* [-0,043 ; -0,007]	-0,060* [-0,072 ; -0,048]	223,5
B	- Densité de sapins - Distance	-0,004 [-0,016 ; 0,008]		-0,061* [-0,073 ; -0,061]	231,3
C	- Densité de sapins - Densité d'épinettes - Distance	-0,004 [-0,016 ; 0,008]	-0,025* [-0,043 ; -0,007]	-0,060* [-0,072 ; -0,048]	233,5

3.3.4 Facteurs expliquant l'occurrence des semis de cèdre

Parmi les 120 semis de cèdre (origine sexuée), 51% se trouvaient sur de la mousse, 46% sur la matière organique et 3% sur du bois mort peu ou très décomposé. Quant aux relevés en l'absence de semis, représentatifs de la composition en substrat en bordure et à l'extérieur des populations, 62% étaient sur la mousse, 34% sur la matière organique et 4% sur du bois mort peu ou très décomposé. Cette distribution correspond à la distribution attendue des semis de cèdre (hypothèse H_0). L'analyse du χ^2 a été effectuée après avoir exclu le bois mort peu et très décomposé car ces substrats présentaient un pourcentage inférieur à 5%, seuil en-deçà duquel le test du χ^2 ne peut pas être employé. Ce résultat a été obtenu par les relevés de points aléatoires en l'absence de semis dont la distribution représente la composition en substrat (et donc la distribution attendu des semis de cèdre). Le test n'a révélé aucune association significative entre la

présence de plantule et le type de substrat ($\chi^2 = 4,18$; nombre de degré de liberté : 2 ; $p > 0,10$).

Plusieurs modèles de régression logistique appariée étaient équivalents. Les inférences ont été basées sur l'ensemble des modèles (Tableau 6). La probabilité de présence de semis de cèdre diminuait avec l'augmentation de la distance au semencier le plus proche, en particulier *D1* ($\beta_{D1} = -15$; IC à 95% : [-0,27 ; -0,02]). Les variables *substrat* et *D3* (distance la plus grande des trois distances mesurées) n'avaient aucun effet significatif :

- Estimation du paramètre associé à la variable numérique *D3* : $\beta_{D3} = 0,01$; IC à 95% : [-0,04 ; 0,06],
- Estimation du paramètre associé à la variable catégorique *substrat* de niveau *mousse* : $\beta_M = 0,33$; IC à 95% : [-1,14 ; 1,84],
- Estimation du paramètre associé à la variable catégorique *substrat* de niveau *matière organique*: $\beta_{MO} = 0,76$; IC à 95% : [-0,73 ; 2,25].

Tableau 6: AICc des régressions logistiques (fonction *clogit*). K est le nombre de paramètres estimés dans le modèle.

Nom du modèle	K	AICc	Delta AICc	AICc weight
<i>D1</i>	1	162,60	0,00	0,42
<i>D1Substrat</i>	3	163,79	1,18	0,23
<i>D1D3</i>	2	164,36	1,75	0,17
<i>Complet</i>	4	165,57	2,97	0,09
<i>Substrat</i>	2	167,15	4,54	0,04
<i>D3</i>	1	168,35	5,74	0,02
<i>D3Substrat</i>	3	169,18	6,57	0,02

Les prédictions de la probabilité de présence d'un semis en fonction de la distance au semencier le plus proche (Figure 16) montrent que les substrats ont des effets similaires quelque soit la distance D1, et qu'il n'y a pas d'interaction entre le substrat et la distance. La probabilité de présence d'un semis est néanmoins plus élevée sur de la matière organique, à proximité d'un semencier. La probabilité de présence d'une plantule de cèdre est nulle au-delà d'une distance moyenne maximale de 15 mètres (Figure 16).

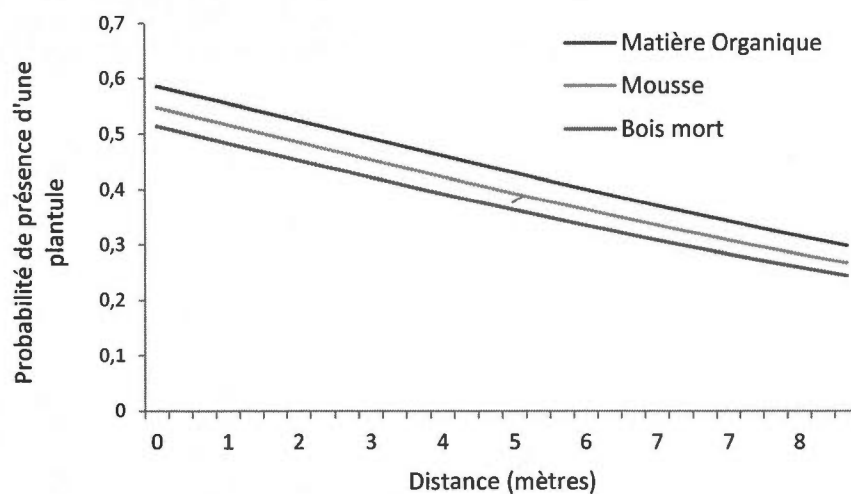


Figure 16: Variation des prédictions de la probabilité [0-1] de présence d'une plantule en fonction de la distance au semencier le plus proche, pour un substrat donné. Dans cette analyse, la distance D2 n'a pas été prise en compte du fait de sa corrélation avec D1 et D3. La distance D3 (la plus grande des trois distances mesurées entre une plantule et un arbre semencier) a été fixée à 4,6 m, correspondant à la moyenne de toutes les distances D3 mesurées, ceci afin d'évaluer uniquement l'effet de D1 (la plus petite des trois distances mesurées).

3.4 Analyses pédologiques

3.4.1 Matières organiques

Bien que l'épaisseur de la couche organique soit plus faible à l'intérieur qu'à l'extérieur des sites, la différence n'était pas significative (Tableaux 7 et 8).

Tableau 7 : Moyennes et écart-types de l'épaisseur (cm) de la couche organique à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA. La taille (n) des échantillons est donnée entre parenthèses.

Extérieur des sites ($n=40$)	Intérieur des sites ($n=20$)	p
28,2 \pm 3,0	24,1 \pm 4,7	0,35

Tableau 8 : Analyse de la variance. L'effet *Traitement* correspond à l'extérieur ou l'intérieur des sites.

	Degrés de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	F-value	p
Site	1	107	106,6	0,425	0,517
Traitement	1	221	220,5	0,879	0,352
Résidus	57	14302	250,9		

Les analyses biochimiques des échantillons de matières organiques prélevées à l'intérieur et à l'extérieur des sites montrent des différences significatives entre les deux zones (Tableaux 9 et appendice G).

Le pH est plus faible (différence marginalement significative) et la capacité d'échange cationique (CEC) est significativement plus élevée à l'intérieur des sites. Les quantités de calcium et magnésium y sont significativement plus élevées alors que celle de phosphore est plus faible ($p < 0,05$) (Tableau 9). Les autres cations ainsi que les proportions de carbone et d'azote sont présents en quantités équivalentes dans les deux zones. La ratio C/N est plus faible à l'intérieur des sites (différence marginalement significative).

Tableau 9: Valeurs moyennes et écart-types des variables biochimiques de la matière organique prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA. La taille (n) des échantillons est inscrite entre parenthèses. * indique les différences significatives entre l'intérieur et l'extérieur des sites.

Paramètres	Extérieur des sites (n=36)	Intérieur des sites (n=20)	p
% carbone	46,30 \pm 8,82	44,82 \pm 8,28	0,52
% azote	1,09 \pm 0,24	1,21 \pm 0,31	0,14
Ratio C/N	43,2 \pm 10,42	38,2 \pm 7,55	0,06
pH (méthode H ₂ O)	4,04 \pm 0,82	4,51 \pm 1,03	0,06
pH (méthode CaCl ₂)	3,34 \pm 0,92	3,85 \pm 1,14	0,06
P [mg.kg ⁻¹]	90,8 \pm 27,10	74,4 \pm 23,91	0,03 *
K [cmol.kg ⁻¹]	1,03 \pm 0,35	0,97 \pm 0,35	0,52
Ca [cmol.kg ⁻¹]	18,54 \pm 11,94	27,45 \pm 18,16	0,03 *
Mg [cmol.kg ⁻¹]	5,13 \pm 2,96	7,22 \pm 4,26	0,04 *
Mn [cmol.kg ⁻¹]	0,14 \pm 0,17	0,27 \pm 0,62	0,19
Al [cmol.kg ⁻¹]	3,08 \pm 2,96	3,91 \pm 4,64	0,42
Fe [cmol.kg ⁻¹]	1,97 \pm 0,72	2,12 \pm 0,99	0,52
Na [cmol.kg ⁻¹]	0,12 \pm 0,13	0,11 \pm 0,03	0,59
CEC [cmol.kg ⁻¹]	30,01 \pm 3,19	42,05 \pm 5,22	0,02 *

3.4.2 Matières minérales

Les analyses granulométriques et biochimiques des échantillons de matières minérales prélevées à l'intérieur et à l'extérieur des sites ne montrent aucune différence significative entre les deux zones (Tableaux 11, 12 et appendice G).

Tableau 10: Valeurs moyennes et écart-types des variables biochimiques de la matière minérale (MM1) prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA. La taille (n) des échantillons est inscrite entre parenthèses.

Paramètres	Extérieur des sites (n=23)	Intérieur des sites (n=13)	p
% sable	90,18 \pm 9,21	87,62 \pm 8,14	0,41
% limon	1,74 \pm 2,47	3,35 \pm 5,02	0,20
% argile	8,08 \pm 8,45	9,04 \pm 7,76	0,74
% carbone	2,63 \pm 2,04	2,09 \pm 1,48	0,48
% azote	0,08 \pm 0,07	0,06 \pm 0,06	0,57
Ratio C/N	42,9 \pm 0,00	42,8 \pm 28,5	0,99
pH (méthode H ₂ O)	5,57 \pm 1,40	5,57 \pm 1,43	0,73
pH (méthode CaCl ₂)	4,99 \pm 1,72	4,94 \pm 1,70	0,81
P [mg.kg ⁻¹]	5,11 \pm 3,38	5,58 \pm 3,84	0,86
K [cmol.kg ⁻¹]	0,10 \pm 0,06	0,10 \pm 0,05	0,87
Ca [cmol.kg ⁻¹]	5,33 \pm 6,75	5,36 \pm 5,28	0,73
Mg [cmol.kg ⁻¹]	1,59 \pm 1,73	1,56 \pm 1,59	0,76
Mn [cmol.kg ⁻¹]	0,05 \pm 0,10	0,04 \pm 0,05	0,71
Al [cmol.kg ⁻¹]	6,35 \pm 5,18	7,08 \pm 6,62	0,68
Fe [cmol.kg ⁻¹]	1,18 \pm 0,75	1,26 \pm 0,69	0,55
Na [cmol.kg ⁻¹]	0,03 \pm 0,02	0,04 \pm 0,02	0,78
CEC [cmol.kg ⁻¹]	14,62 \pm 10,46	15,44 \pm 9,49	0,56

Tableau 11: Valeurs moyennes et écart-types des variables biochimiques de la matière minérale (MM2) prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites et valeurs de p des ANOVA. La taille (n) des échantillons est inscrite entre parenthèses.

Paramètres	Extérieur des sites (n=20)	Intérieur des sites (n=14)	p
% sable	88,5 ± 9,43	86,9 ± 7,05	0,61
% limon	1,24 ± 2,18	2,66 ± 4,00	0,19
% argile	10,26 ± 7,98	10,38 ± 5,91	0,97
% carbone	2,27 ± 1,21	2,20 ± 1,28	0,85
% azote	0,07 ± 0,06	0,06 ± 0,06	0,53
Ratio C/N	44,2 ± 31,7	67,4 ± 93,29	0,27
pH (méthode H ₂ O)	5,46 ± 1,28	5,61 ± 1,47	0,62
pH (méthode CaCl ₂)	4,77 ± 1,47	4,84 ± 1,62	0,76
P [mg.kg ⁻¹]	11,06 ± 30,06	2,84 ± 3,12	0,34
K [cmol.kg ⁻¹]	0,10 ± 0,07	0,08 ± 0,05	0,46
Ca [cmol.kg ⁻¹]	3,08 ± 4,78	3,37 ± 5,66	0,78
Mg [cmol.kg ⁻¹]	0,94 ± 1,23	0,65 ± 0,70	0,45
Mn [cmol.kg ⁻¹]	0,02 ± 0,03	0,03 ± 0,03	0,24
Al [cmol.kg ⁻¹]	14,71 ± 7,75	12,39 ± 8,22	0,16
Fe [cmol.kg ⁻¹]	2,00 ± 0,74	1,59 ± 0,95	0,10
Na [cmol.kg ⁻¹]	0,03 ± 0,02	0,02 ± 0,02	0,34
CEC [cmol.kg ⁻¹]	20,87 ± 8,12	18,12 ± 7,58	0,23

CHAPITRE IV

DISCUSSION

Les populations marginales de cèdres échantillonnées sont présentes depuis plus d'un siècle au sein de la pessière à mousses (Figure 8, Tableau 2). Elles se maintiennent par le biais d'une régénération continue et indépendante des conditions climatiques (Figure 10 et Tableau 3). L'absence d'une plus grande proportion de jeunes plantules (Figure 13) ainsi que la similarité des structures d'âge en bordure et à l'intérieur des sites (Figure 9) suggèrent l'absence d'expansion spatiale récente, se traduisant en une structure spatiale groupée (Figure 12). Le substrat favorable aux jeunes plantules de cèdre (ex. matière organique, mousse, bois mort) est présent et disponible à l'intérieur et à l'extérieur des sites (Figure 15). La distance de dispersion des graines serait le facteur limitant l'expansion spatiale de ces populations (Tableaux 5 et 6). L'établissement du cèdre serait ainsi limité par la distance de dispersion des graines et la propension au marcottage et non par le type de substrat présent. Les résultats pédologiques ne montrent aucune différence significative entre la matière minérale à l'intérieur et à l'extérieur des sites. En revanche, les différences observées sur la biochimie de la matière organique (Tableau 9) témoigneraient d'un contrôle du cèdre sur les qualités nutritives et élémentaires de la litière via son système racinaire et les dépôts de débris foliaires et ligneux.

Les stratégies de régénération - voies sexuée et asexuée - du cèdre permettent un maintien de la dynamique spatio-temporelle de l'espèce à sa limite d'aire de répartition. Dans un premier temps, les facteurs biologiques et écologiques contribuant au maintien des populations marginales seront décrits. Puis, les causes historiques et biologiques responsables de leur isolement seront abordées. Enfin, en s'appuyant sur les résultats obtenus et les projections

relatives au climat et au régime des feux, des hypothèses seront émises quant au devenir de ces populations.

4.1 Maintien des populations de cèdre

4.1.1 Un maintien de la dynamique grâce au marcottage

Tous les cèdres échantillonnés étaient localisés en bordure de lacs. Cette situation témoigne de l'importance des conditions humides pour l'espèce mais aussi du rôle de pare-feu que les lacs peuvent jouer dans le paysage en causant une fragmentation vis-à-vis de la propagation des feux (Hellberg et al. 2004). Quelque soit le cycle de feu futur, les cèdres ont de forte chance de se maintenir à proximité des lacs car les rives sont moins sujettes à la combustion. Ainsi, protégés des feux et caractérisés par un taux de recrutement constant et indépendant des conditions climatiques, les cèdres échantillonnés ont la capacité de se maintenir dans le temps et dans l'espace.

L'origine végétative des individus échantillonnés est témoignée par la présence d'une courbure à la base des tiges et d'une connexion à l'arbre-père (observation personnelle) (Scott et Murphy 1987, Sirois 1997). Aussi, la meilleure adéquation, bien que légèrement supérieure, du modèle *Exponentiel négatif* à la structure d'âge (Figure 10) indique un bilan démographique (régénération-mortalité) constant au cours du cycle de vie de l'espèce (Hett et Loucks 1976). Des résultats similaires avaient été obtenus pour les populations fragmentées de sapin baumier à sa limite nordique de répartition (Sirois 1997) et celles de frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.) plus au sud dans la région de l'Abitibi au Québec occidental (Tardif et al. 1994). De même, Légère et Payette (1981) ont obtenu un résultat comparable pour les populations d'épinette noire qui se reproduisent essentiellement par multiplication végétative à leur limite nordique de répartition. Ils supposent que le taux de mortalité constant est étroitement lié à la prépondérance de ce mode de reproduction. La différence de ces résultats

avec ceux de Hett et Loucks (1976), qui trouvaient une meilleure adéquation avec le modèle de *Puissance* pour les populations pruche du Canada (*Tsuga canadensis* L.) s'explique par le fait que celles-ci se reproduisent essentiellement par graines, alors que les populations d'épinette noire (Légère et Payette 1981), de sapin (Sirois 1997) et de cèdre se maintiennent principalement par multiplication végétative. L'abondance de nouveaux individus produits par marcottage est limitée et demeure reliée à la quantité de branches situées près de la surface et pouvant potentiellement produire des racines (Légère et Payette 1981).

La forte diminution de la densité de cèdres dans les classes d'âge les plus jeunes (depuis 1990) (Figure 13) témoigne du délai nécessaire à l'enracinement des tiges. L'absence de jeunes plantules et la présence de rejets non enracinés (marcottes non fonctionnelles) sont des biais qui conduisent à une sous-estimation de la densité d'individus dans ces classes d'âge (Sirois 1997). En effet, une marcotte enracinée provient d'une branche déjà âgée en moyenne (\pm écart-type) de 20 ans (\pm 11 ans) (voir paragraphe 3.2.1). Ainsi, ces tiges issues du marcottage apparaissent tardivement dans la structure d'âge. Bien que les branches des individus d'origine sexuée nécessitent 20 ans en moyenne pour marcotter, elles peuvent produire des marcottes en 5 ans (USDA 2013) voire 4 ans (présente étude). Par conséquent, la faible abondance de jeunes plantules de cèdre issues de graine sera très probablement comblée d'ici une vingtaine d'années, délai correspondant au temps nécessaire à l'enracinement des branches basses pour donner naissance à une marcotte.

Au cours du dernier siècle, le recrutement observé à l'intérieur et en bordure des sites était indépendant des conditions climatiques passées. En effet, les résultats obtenus (Tableaux 3 et 4) suggèrent l'absence d'effet du climat sur les taux de recrutement. Les seuls effets significatifs observés semblent contradictoires : d'une part, les cèdres seraient d'autant plus abondants que la somme annuelle des DJC est faible alors que la déficience des températures est l'une des causes affectant négativement la régénération des espèces (Holtmeier

et al. 2003, Holtmeier et Broll 2007). D'autre part, les températures moyennes maximales estivales (resp. juillet et août) présentent des effets opposés (resp. négatif et positif). Soit la période considérée est trop courte pour observer des effets significatifs du climat, soit le recrutement n'en dépend pas. Ces résultats mènent ainsi à rejeter l'hypothèse 1, ce qui renforce le principe d'une origine végétative de la majorité des individus échantillonnés et pourrait expliquer la très faible mortalité observée dans les sites. L'absence d'effet des conditions climatiques sur le taux de recrutement des marcottes a également été relevée chez l'épinette noire (Légère et Payette 1981, Laberge et al. 2001). Légère et Payette (1981) ont montré que les variations liées aux changements climatiques sont masquées par la présence de recrutement d'origine végétative car ces individus sont moins affectés par des conditions climatiques défavorables. En effet, par rapport aux plantules d'origine sexuée, le marcottage confère des avantages non négligeables à la descendance. Au cours des premiers stades du développement, les nouvelles marcottes sont entièrement dépendantes de l'arbre-père, en terme d'approvisionnement en nutriments effectué via la connexion du système racinaire (Del Tredici 2001). Leur croissance et leur chance de survie sont ainsi optimisées (Watkinson 1997). De manière générale, la mortalité des cèdres issus du marcottage est moindre que celle des plantules d'origine sexuée car les marcottes présentent toujours un système racinaire suffisamment fort pour subvenir à leurs besoins nutritifs et sont généralement plus tolérants à l'ombre et à la sécheresse (Curtis 1946).

La présence de deux modes de reproduction chez le cèdre est une stratégie efficace pour s'affranchir de l'impact des conditions climatiques défavorables et résister à la variabilité écologique de l'habitat, à la différence d'une espèce qui ne se reproduit que par reproduction sexuée. Le marcottage représente un avantage non négligeable tant biologique qu'écologique. En effet, du fait d'une production de graines intermittente et de l'absence d'une banque de graines aérienne (contrairement au pin gris ou à l'épinette noire présents dans le même écosystème) et souterraine en raison d'une viabilité de seulement un an (USDA 2013), ce mode de reproduction permet de tamponner la réponse potentielle des

populations en stabilisant leur dynamique. Plus particulièrement, il contribue à la propagation des espèces sur les sites adjacents, contournant ainsi la difficulté d'établissement des plantules d'origine sexuée du fait de conditions climatiques ou édaphiques défavorables (Del Tredici 2001). Le marcottage semble un mode de multiplication privilégié en limite d'aire de répartition du cèdre, lui permettant ainsi d'occuper durablement les communautés surannées et résister aux variations de l'environnement et de qualité des habitats. Par exemple, au sud de son aire de répartition, dans les forêts mixtes des plaines du Michigan, tout comme dans la zone d'étude en forêt boréale, les plantules actuelles de cèdre seraient non pas le résultat d'une germination mais d'une multiplication végétative (Pregitzer 1990). Les populations de cèdre, établis depuis plus de 100 ans, probablement à la suite d'une forte production de graines (*mast year*), seraient aujourd'hui capable de se maintenir dans le temps et dans l'espace via la production de marcottes (Pregitzer 1990). Le marcottage assure un recrutement continu et abondant d'individus résistants aux aléas climatiques (Fayle et Scott 1995, Krause 2006, USDA 2013). Le sapin baumier connaît le même processus à sa limite de répartition où son recrutement est réalisé par marcottage et présente un faible taux de mortalité, contribuant ainsi à son maintien et à l'augmentation de la densité des populations (Sirois 1997). De même, dans le cas de l'épinette noire, sa dynamique d'établissement, son maintien et sa longévité en limite nordique de répartition sont assurés par la reproduction végétative (Laberge et al. 2001).

4.1.2 Un habitat favorable au cèdre

La composition en substrat demeure similaire à l'intérieur, en bordure et à l'extérieur des sites (Figure 15). Aussi, la distribution des relevés en l'absence de semis de cèdre (points aléatoires) a révélé que le substrat était essentiellement constitué de matières organiques recouvertes ou non de mousses (bryophytes) et, dans une moindre mesure, de bois mort plus ou moins décomposé (& 3.3.4). Cela mène à réfuter l'hypothèse 2 puisque le substrat disponible répond aux exigences écologiques de germination et de croissance des plantules de cèdre

(Scott et Murphy 1987, Cornett et al. 1997, Simard et al. 1998, Rooney et al. 2002, Simard et al. 2003). La disponibilité en substrat favorable ne semble donc pas un facteur limitant l'établissement des plantules de cèdre et donc l'expansion spatiale de ces populations.

Cependant, même si le substrat est favorable et disponible, les conditions climatiques de l'habitat seraient plus propices à la reproduction végétative qu'à la reproduction sexuée du cèdre. En effet, en limite (latitudinale ou altitudinale) d'aire de répartition des espèces, l'habitat est généralement plus hostile et peu propice à la germination et à la croissance des jeunes plantules (ex : sites pauvres en nutriments, faibles températures) (Légère et Payette 1981, Koop 1987, Klimeš et al. 1997, Del Tredici 2001, Boulfroy et al. 2012). Plus particulièrement, par rapport à la zone de répartition continue du cèdre, située 200 km plus au sud (forêt boréale mixte), la zone marginale connaît des températures plus faibles et un taux d'humidité plus élevé (Tableau 1). Aussi, les sites échantillonnés renferment un habitat ombragé et humide (observation non mesurée), conditions propices à l'accumulation de mousses et de matières organiques qui favorisent l'enracinement des branches basales dans le sol, et donc le marcottage (Curtis 1946, Greene et al. 1999, Bergeron 2000, Del Tredici 2001, Deiller et al. 2003). En effet, le succès d'établissement des marcottes dépend essentiellement de la capacité de ces branches à développer des racines et de leur potentiel à fonctionner indépendamment de l'arbre-père (Greene et al. 1999).

Concernant les conditions du substrat sous-jacent, la similarité des conditions granulométriques et biochimiques de la matière minérale entre l'intérieur et l'extérieur des sites montrent que celles-ci ne limitent pas l'établissement du cèdre à l'extérieur des sites échantillonnés. En revanche, les quelques différences existant au-niveau de la matière organique pourraient témoigner d'un effet de type *top-down* du cèdre sur les conditions biochimiques. À l'intérieur des sites, le ratio C/N plus faible et la CEC significativement plus élevée témoignent d'une plus forte richesse en nutriments, d'un taux de

décomposition élevé et d'un renouvellement des nutriments plus rapide en présence de cèdres. Une couche épaisse de matière organique peu décomposée est associée à un faible drainage et représente un facteur écologique non favorable au cèdre (USDA 2013). Par exemple, dans le nord de l'Ontario, le cèdre constitue rarement plus de 3 % de la composition forestière boréale et reste confiné aux abords des lacs, ruisseaux et marécages, milieux riches en nutriments (Dixon 1963). Il est plutôt restreint aux endroits où la tourbe est plus fine, mieux décomposée et le drainage meilleur (Liu 1990). Aussi, le cèdre est une espèce calciphile qui se développe donc mieux sur des substrats calcaires (Blanchet 1982, Liu 1990). La croissance des jeunes plantules est positivement corrélée au calcium et au magnésium disponibles dans le sol et négativement corrélée à l'acidité (Bouffroy et al. 2012). D'ailleurs, les sols organiques des cédrières sont toujours bien pourvus en calcium (Blanchet 1982). Le cèdre concentrerait le calcium et la magnésium prélevés dans le sol minéral par la voie racinaire puis les restituerait dans la matière organique lors de la décomposition des litières. Ces minéraux alcalinisants seraient ensuite recyclés et utilisés pour la croissance des plantules, témoignant de l'effet *top-down*. La plus faible acidité de la matière organique à l'intérieur des sites pourrait ainsi s'expliquer par la plus forte abondance de minéraux alcalinisants et la plus faible abondance de minéraux acidifiants tel le phosphore. Le cèdre serait ainsi à l'origine d'une CEC et d'un pH plus élevés. Cependant, il reste encore incertain si c'est le cèdre qui exige une forte saturation calcique ou s'il est l'une des rares espèces à supporter une quantité qui serait toxique aux autres espèces (Blanchet 1982).

4.1.3 Une densification des populations possible dans le futur

Dans les sites échantillonnés, au regard de la très faible abondance voire de l'absence observée de cèdres morts et de la résistance des marcottes aux conditions climatiques, le marcottage pourrait se traduire en une densification des populations. La réponse adaptative des espèces boréales aux changements environnementaux est souvent considérée comme étant liée aux processus de reproduction sexuée et asexuée (Zasada et al. 1992). De nombreuses études ont

montré que les arbres répondent au forçage climatique par une augmentation de la densité des individus de la même espèce au sein des communautés plutôt que par un déplacement de la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Encore dans le cas de l'épinette noire à sa limite d'aire de répartition, une expansion récente résulterait plutôt de la densification des populations fragmentées préétablies. Ainsi, le réchauffement climatique récent aurait un impact sur la consolidation des populations préexistantes plutôt que sur la position de la limite des arbres (Payette et Lavoie 1994). De même, l'épinette blanche et le mélèze laricin (*Larix laricina* Koch), en forêt boréale canadienne, ont connu récemment des taux de régénération sexuée accrus en réponse aux conditions climatiques favorables au cours du dernier siècle ; cela s'est traduit par une densification des populations, mais aucun changement significatif de la position de leurs limites nordiques n'a été observé (Payette et Fillion 1985, Payette et Lavoie 1994). Dans le cas de l'épinette blanche, elle se reproduit de manière presque continue par la voie sexuée dans les sites les plus au sud (zone continue) grâce à une production de graines relativement constante. En revanche, plus au nord (zone marginale), sa reproduction est sous la dépendance des conditions climatiques mais elle est capable de répondre rapidement aux fluctuations : les périodes les plus chaudes se traduisent directement par un taux plus élevé de recrutement suivi d'une augmentation de la densité des populations. Par exemple, lors des périodes non favorables, les épinettes blanches survivent par le biais du marcottage (Caccianiga et Payette 2006).

Dans le cas du cèdre, la dynamique des populations à sa limite de répartition indique que celle-ci n'est pas contrôlée physiologiquement, étant donné qu'il est capable de produire des graines viables (Paul 2011). Il pourrait ainsi répondre aux variations climatiques via la reproduction sexuée de manière similaire à l'épinette noire et l'épinette blanche. Par conséquent, ce serait plutôt via la reproduction sexuée que les espèces boréales répondent et répondront rapidement au forçage externe.

4.2 Causes probables de la fragmentation des populations de cèdre

4.2.1 Expansion et déclin du cèdre au cours de l'Holocène

4.2.1.1 Expansion

Les relevés paléo-écologiques de pollens et de macro-fossiles effectués au-niveau du 49^{ème} parallèle nord en Ontario et au Québec, témoignent de la présence du cèdre blanc et du sapin baumier au nord de leur limite actuelle au cours de l'Holocène (Liu 1990, Ali et al. 2008). Le sapin était en effet abondant entre 7000 et 3500 avant nos jours (Ali et al. 2008). De même, entre 6000 et 4500 ans avant nos jours, dans l'est de l'Ontario et l'ouest du Québec, le cèdre a connu une forte expansion vers le nord, concomitante à celle du pin blanc (*Pinus strobus* L.) (Liu 1990, Greene et Johnson 1996), indiquant des feux relativement peu fréquents, fait supporté par les analyses paléo-écologiques de charbons (Richard 1993). En effet, à partir de 7000 ans avant nos jours, la fréquence et la sévérité des feux ont diminué dans l'ouest du Québec, notamment aux alentours du 49^{ème} parallèle nord, zone alors dominée par l'épinette noire et le pin gris (Ali et al. 2008). Cela est témoigné par les faibles taux d'accumulation de charbons dans les sédiments lacustres. Ce changement dans le régime des feux, probablement causé par des conditions climatiques plus stables et notamment moins de sécheresses, ont contribué à la saturation hydrologique des litières diminuant ainsi la probabilité d'ignition (Carcaillet et Richard 2000, Ali et al. 2008). Ces conditions auraient ainsi favorisé l'établissement des espèces de fin de succession tels le sapin baumier et le cèdre blanc. L'expansion nordique du cèdre au cours de l'Holocène ne serait pas le résultat d'une migration du front de colonisation vers le nord mais le résultat d'une expansion à partir de populations isolées déjà présentes dans le nord de l'Ontario (Liu 1990). La présence de milieux humides et de substrats calcaires aurait favorisé l'établissement de l'espèce (Liu 1990).

4.2.1.2 Déclin

Depuis environ 4000 ans (fin-Holocène), la fréquence et la sévérité accrues des feux est attestée au-niveau du 49^{ème} parallèle nord ; ces derniers ont atteint leur apogée il y a environ 3500 ans (Carcaillet et Richard 2000, Ali et al. 2009). Ces conditions sont notamment témoignées par les relevés de charbons présents dans les sédiments mais aussi par le niveau des lacs relativement faible suggérant une diminution des précipitations ou une augmentation de l'évapotranspiration, facteurs favorables à l'ignition des feux, notamment entre 4000 et 3200 ans avant nos jours (Girardin et al. 2013). En effet, malgré des conditions climatiques annuelles globalement plus froides et humides (plus de précipitations hivernales ou moins d'évapotranspiration) depuis 3000 ans dans l'est du Canada, les conditions printanières et estivales étaient moins stables et marquées par des sécheresses plus fréquentes. Ces conditions ont favorisé l'occurrence de feux plus fréquents (Carcaillet et Richard 2000). Plus généralement, c'est le cycle saisonnier de la radiation solaire qui contrôlerait l'activité des feux car il modifierait l'humidité du combustible, nécessaire à leur ignition et leur propagation (Girardin et al. 2013). Cette modification du régime des feux est probablement responsable du déclin du sapin baumier, espèce non adaptée aux feux, dans la forêt coniférienne au-niveau du 49^{ème} parallèle nord (Ali et al. 2008). Ce changement dit néo-glaciaire, couplé à l'augmentation de la fréquence des feux, serait également à l'origine du déclin des populations de cèdre dans la même région (Liu 1990).

Toutefois, il existe une grande variabilité spatiale du régime des feux causée par les effets de divers facteurs locaux, tels les conditions climatiques locales, la probabilité d'ignition, le niveau et la taille des lacs, Par exemple, le processus de paludification, favorisé par des températures faibles, peut entraver la croissance et la régénération (ex : moindre production de graines) des espèces forestières (Ali et al. 2009). Ainsi, l'expansion et le déclin du sapin et du cèdre seraient probablement associés aux changements globaux et locaux de climat et de régime des feux (Carcaillet et al. 2001).

La présence et l'abondance du cèdre dans les sites échantillonnés s'expliquent d'une part, par le fait qu'ils ont survécu au dernier feu, mais aussi par le temps écoulé depuis celui-ci. En effet, son taux de régénération tend à augmenter avec le temps depuis le dernier feu (Kneeshaw et Bergeron 1996). Dans le cas présent, ceux-ci ont eu lieu en 1775 et 1825 suivant les sites échantillonnés (Bergeron et al. 2004). En outre, dans les vieux peuplements, le cèdre est l'espèce la plus susceptible d'augmenter dans la régénération du fait d'une durée de vie plus longue que les autres espèces (Kneeshaw et Bergeron 1996, 1998). Des reconstructions paléo-écologiques ont montré qu'il est plus abondant lorsque les cycles de feu sont plus longs (Liu 1990).

Enfin, dans plus de la moitié des sites échantillonnés, les cèdres étaient plus vieux que les sapins et épinettes noires environnants (Figure 8 et Tableau 2), ce qui témoigne de la longévité de cette espèce de fin de succession, de son établissement plus ancien et surtout, renforce l'idée de leur protection vis-à-vis des feux dans le passé. Ce résultat n'a pas été mis en évidence dans tous les sites, probablement à cause d'erreurs d'échantillonnage (carottage du plus gros individus mais pas nécessairement du plus vieux) ou de datation (cernes manquants, cœur du tronc absent). Par ailleurs, les espèces longévives sont capables de survivre durant les longues périodes sous des conditions climatiques difficiles (Archambault et Bergeron 1992, Matthes et al. 2008) à la différence des espèces à courte durée de vie (Brubaker 1986). Par exemple, LaMarche (1973) a montré que les espèces longévives comme *Pinus longaeva* situées à leur limite altitudinale en Californie et au Nevada peuvent résister et se maintenir pendant plusieurs centaines d'années suite à des conditions climatiques défavorables et ce, même en l'absence prolongée d'une régénération sexuée.

4.2.2 Reproduction sexuée effective mais inefficace

Le cèdre produit des graines en moyenne tous les 3 à 5 ans (USDA 2013). La production de graines, bien que plus faible que dans la zone de répartition

continue, est effective. Aussi, les graines sont viables et aptes à germer (Paul 2011, Paul et al. 2014). De la même manière, au nord de sa limite de répartition, en forêt boréale suédoise, le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) présente une production de graines viables, bien que faible, effective et continue chaque année (Zackrisson et al. 1995). Dans ce cas, la production de cônes et la fertilité des graines sont sous la dépendance étroite des températures estivales (Chung 1981, Zasada et al. 1992). Ainsi, les conditions climatiques sont susceptibles d'entraver la production de fleurs et par suite, de cônes et de graines ainsi que leur fertilité.

Un suivi du potentiel reproducteur du cèdre le long du gradient latitudinal a révélé une moindre abondance de semis (< 5 ans) et une plus forte abondance de plantules (> 5 ans) dans les classes intermédiaires dans la zone marginale par rapport à la zone continue (Paul 2011). Ceci pourrait témoigner d'un échec de germination ou d'un taux de mortalité des petites plantules plus élevés dans la zone marginale, du fait d'une saison de croissance plus courte ou de gelées printanières plus fréquentes et plus sévères (Paul 2011). En effet, de manière générale, les plantules d'origine sexuée sont plus sensibles aux fluctuations climatiques par rapport aux plantules d'origine végétative. Il s'ensuit un taux de mortalité plus élevé chez les premières (LaMarche 1973, Deiller et al. 2003). Ce processus est rapporté chez d'autres espèces ; par exemple, l'épinette blanche répond aux fluctuations climatiques favorables via une augmentation du taux de recrutement d'origine sexuée, particulièrement dans les sites les plus au nord de son aire de répartition (MacDonald et al. 1998, Lloyd et al. 2005). Aussi, la germination des graines en limite d'aire de répartition pourrait s'avérer partiellement restreinte du fait de températures estivales plus faibles (Mikola 1978). L'échec de recrutement peut également résulter d'une dessiccation hivernale, d'inondations, de gelées printanières, de parasitisme fongique ou de la prédation animale ou microbienne, causant la mort des plantules (Curtis 1946, Blanchet 1982, Asselin et al. 2001, USDA 2013). Enfin, l'habitat ombragé et humide des sites échantillonnés est peu propice à la germination et à la croissance des plantules de cèdre. En effet, la lumière est un facteur nécessaire à la croissance et au développement du cèdre (meilleure croissance à 45% de

luminosité (Logan 1969, Rooney et al. 2002)). La plus forte abondance de plantules observée dans les classes intermédiaires, en zone marginale (Paul et al. 2014) pourrait résulter d'un maintien du recrutement constant via la production de marcottes, plus tolérantes.

4.2.3 Un faible potentiel de dispersion

La distance de dispersion des graines est limitée et les plantules d'origine sexuée se trouvent près des arbres semenciers. Même si le cèdre peut disperser ses graines sur des distances de 40 à 60 mètres, la distance optimale de dispersion est inférieure à 20 mètres (Boulfroy et al. 2012, USDA 2013). Les arbres alentours, en l'occurrence les épinettes noires et les sapins, pourraient être un obstacle à la dispersion anémochore des graines. Ce serait donc la distance aux arbres semenciers, et non les variables édaphiques voire environnementales ou topographiques (ex : pente, drainage, substrat, sol), qui expliquerait le mieux la distribution spatiale de la densité de régénération des plantules d'origine sexuée (Asselin et al. 2001). Aussi, la plus forte abondance de cèdres dans les classes de hauteur intermédiaire (entre 10 et 75 cm) à l'intérieur et en bordure des sites suggère un meilleur recrutement par rapport à l'extérieur des sites échantillonnés (Figure 13). Au contraire, leur plus faible abondance dans les classes de hauteur les plus élevées (supérieure à 75 cm) peut s'expliquer par la croissance lente du cèdre se traduisant par la présence d'individus d'âges différents au sein d'une même classe de hauteur. L'absence de jeunes plantules en bordure et à l'extérieur des sites (Figure 13) ainsi que la similarité des structures d'âge entre l'intérieur et la bordure des sites révèlent l'absence d'expansion spatiale récente (Figure 9). La régénération était en effet localisée à proximité des arbres matures.

La structure spatiale rencontrée est en accord avec les modèles généralement acceptés indiquant une diminution de la densité de régénération avec la distance au semencier selon une fonction exponentielle négative

(Chambers et Macmahon 1994, Greene et Johnson 1996). Plus particulièrement, cette diminution exponentielle (Figure 12) est similaire à celle décrite par Asselin et al. (2001) dans les populations de cèdre situées 300 km plus au sud, dans la zone de répartition continue. Alors que la présente étude révèle l'absence de cèdres au-delà d'une distance moyenne de 13 mètres de la bordure des sites (Figure 12), l'étude de Asselin et al. (2001) a révélé la présence de cèdres jusqu'à 60 mètres des arbres survivants. De plus, la transformation logarithmique des valeurs de densités (Figure 14) donne une droite de pente de -0,28. Par comparaison avec les populations situées dans la zone de répartition continue, un graphe similaire aboutissait à une droite de pente de -0,02 (Asselin et al. 2001), soit près de 15 fois plus élevée, indiquant une diminution plus abrupte de la densité d'individus avec la distance au site. Ainsi, les populations marginales échantillonnées semblent beaucoup moins étendues que celles situées plus au sud et leur taux d'expansion, estimé à 0,26 m/an, est relativement faible (Figure 14), résultat permettant d'accepter l'hypothèse 3. Cette différence de structure spatiale entre le nord (zone marginale) et le sud (zone continue) de l'aire de répartition du cèdre pourrait résulter du type de reproduction prépondérant dans ces deux zones mais aussi de conditions différentes de dispersion des graines. Il est certain qu'à 60 mètres d'un arbre survivant (Asselin et al. 2001), les plantules sont issues de graines à la différence de la présente étude où la distance ne dépasse pas 15 mètres, il s'agit probablement de marcottes issues d'un arbre d'origine sexuée ou asexuée (marcotte issue d'une autre marcotte). Au vu de ces différences, le succès d'établissement des plantules d'origine sexuée serait plus faible au nord et compensé par la production de marcottes. L'établissement à une distance relativement courte ($\sim 1-2$ m) et constante par rapport à l'arbre-père (Zobel et al. 2010) se traduit par une colonisation de nouveaux habitats contigus, une propagation rapide des individus et ainsi une occupation efficace de l'espace via une forte densité locale de tiges. Ce mode de multiplication influence principalement la dynamique locale en maintenant la population déjà établie et en limitant son expansion (Bittebière 2012) et génère des patrons agrégés au niveau spatial (Harada et Iwasa 1996, Oddou-Muratorio et al. 2004, Eichhorn 2010).

A noter également que les cèdres échantillonnés au sud sont issus de la régénération à la suite du feu de 1944 et avaient au plus 53 ans au moment de l'échantillonnage effectué en 1997 (Asselin et al. 2001), alors que la présente étude rapporte des cèdres âgés de 100 ans en moyenne. Au sud, les populations de cèdre pourraient être en phase d'expansion à la différence de celles du nord.

4.3 Projections et perspectives

4.3.1 Climat

Les projections relatives au changement climatique dans la forêt boréale indiquent une augmentation des températures et des précipitations hivernales, des hivers plus doux et des étés plus longs d'ici 2100 (IPCC 2007). Les taux de recrutement sexué et asexué dépendront de l'équilibre entre les précipitations et le nombre de degrés-jours de croissance (DJC). L'augmentation du nombre de DJC pourrait favoriser la production de graines, leur germination, la croissance des plantules et limiter leur taux de mortalité en limite d'aire de répartition, et d'autant plus si le substrat conserve une humidité suffisante. Par exemple, l'évaluation des effets des changements climatiques sur la limite d'aire de répartition suggère que l'épinette d'Engelmann ou le sapin de Douglas, qui se reproduisaient essentiellement par marcottage dans le passé, pourraient se régénérer préférentiellement via la production de graines sous un climat plus chaud, résultant en un changement de dynamique au-niveau de l'écotone (Holtmeier et Broll 2007). Dans le cas du cèdre, une augmentation du taux de reproduction sexuée se traduirait, sur le long terme, par une expansion locale des populations.

Les fluctuations climatiques futures pourraient également modifier les conditions édaphiques, notamment en termes de composition et d'humidité du substrat (Zackrisson et al. 1995). Une augmentation de la saison de croissance associée à des températures plus élevées, bien que favorables aux processus

phénologiques, pourrait diminuer le taux d'humidité du substrat et ainsi entraver la germination du cèdre (Cornett et al. 1997) et le marcottage.

Prenons l'exemple du sapin baumier qui présente des caractéristiques similaires au cèdre (espèce de fin de succession). Tout deux ont connu une expansion suivie d'un déclin au cours des derniers millénaires. Aujourd'hui, le sapin baumier n'est pas en équilibre avec le climat nordique du 49^{ème} parallèle (Messaoud et al. 2007a) et les individus qui se développent dans la forêt coniférienne produisent moins de graines viables (Messaoud et al. 2007b). En présence de feux récurrents, les sapins survivants ne seront pas suffisants pour permettre le recrutement des populations, et l'épinette noire, mieux adaptée aux feux, est plus susceptible de dominer le paysage. La majorité des populations survivantes (sapin et cèdre) sont aujourd'hui confinées aux milieux humides et à proximité des lacs. Le réchauffement climatique actuel pourrait s'avérer positif pour le sapin dans la forêt coniférienne via une augmentation de la production de graines viables (Messaoud et al. 2007b). Le cèdre pourrait connaître un processus similaire au sapin dans le futur.

4.3.2 Feux

Cependant, le climat n'est pas le seul facteur à influencer la structure et la dynamique de la végétation et d'autant plus dans le cas du cèdre, espèce fortement susceptible aux feux. Malgré les fortes incertitudes relatives aux projections du régime des feux, l'ensemble des simulations s'accordent sur une augmentation de la proportion des aires brûlées annuellement d'ici la fin du 21^{ème} siècle dans l'est du Canada (Girardin et al. 2013). Ainsi, l'effet potentiellement positif du climat pourrait être contré par l'effet de l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des feux en réponse au réchauffement climatique (Flannigan et al. 2005, Bergeron et al. 2006). C'est l'équilibre entre les conditions climatiques et le régime des feux qui déterminera le devenir des populations de cèdre. Par exemple, en réponse à l'augmentation de la fréquence des feux au cours des

deux derniers millénaires, le sapin connaît déjà un déclin dans la forêt coniférienne au-niveau du 49^{ème} parallèle nord et celui-ci pourrait se poursuivre dans le futur (Ali et al. 2008). Du fait du rôle majeur des feux dans la structure et la dynamique de la forêt boréale (Payette 1992), les populations de cèdre pourraient connaître une trajectoire future similaire.

4.4 Implications pour l'aménagement forestier

Les populations marginales de cèdre représentent aujourd'hui des refuges biologiques potentiel. D'une part, ils sont un héritage de la colonisation sexuée des espèces au début de l'Holocène. D'autre part, leur capacité d'expansion locale leur confère un rôle clé dans le devenir de l'espèce au niveau de ces latitudes. Ils représentent aussi de bons indicateurs des variations environnementales, aspect important dans le cadre d'une gestion durable des écosystèmes forestiers. Plus spécifiquement, dans le contexte d'aménagement écosystémique, il demeure important de veiller à la sensibilité de ces populations et il est fortement suggéré de laisser des îlots intacts au sein du paysage afin d'assurer le maintien et la régénération des espèces présentes sous forme marginale.

CHAPITRE V

CONCLUSION

A la limite de son aire de répartition, la localisation de cèdres près des lacs et le recrutement constant et indépendant des conditions climatiques confère à cette espèce le potentiel pour se maintenir par le biais de la multiplication végétative, d'autant que les conditions ne favorisent pas sa reproduction sexuée. Au niveau des sites échantillonnés en limite de distribution, cela se traduit actuellement par une forte densité des individus et donc une structure spatiale très groupée. La dynamique effective observée au sein de l'espèce se traduira probablement, à plus long terme, par une densification des populations. Du fait de l'inertie de la réponse de la végétation aux variations climatiques, une expansion vers le nord de ces populations est peu probable pour les prochaines décennies. Cependant, à plus long terme, au cours des prochains siècles, c'est l'équilibre entre les taux d'humidité et les sécheresses qui devrait déterminer la part d'implication respective des deux modes de reproduction, sexué et végétatif. Aussi, le régime des feux est d'une importance capitale dans la survie de ces populations de cèdre blanc et des feux plus fréquents et plus intenses s'avèreraient particulièrement néfastes pour leur devenir.

APPENDICE A

CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUE DU CEDRE BLANC (*THUJA OCCIDENTALIS* L.)

Sauf indication supplémentaire, les données sont issues de : Boulfroy et al. (2012), Curtis (1946), Johnston (1990), Miller (1990), Nelson (1951) et USDA (2013).

A.1. Caractéristiques biologiques du cèdre blanc

Longévité	500 ans ou plus (notamment en zones humides) (Pregitzer 1990)
Hauteur	12 – 15 m . Max : 21–24 m voire 30 m
Diamètre (DHP)	30 – 60 cm . Max : 120-150 cm voire 180 cm

A.2. Reproduction sexuée

Période de floraison	Mi-avril à début mai
Période de dispersion du pollen	Fin avril à début juin
Age de production des cônes	Peut débuter à 6 ans Production principale : dès 30 ans et optimale à partir de 75 ans
Maturité des cônes (ouverture)	Fin été
Quantité de graines / an	9 litres (volume sec), soit 60 000 - 260 000

	graines
Caractéristiques des graines	Taille : 6 mm Présence d'ailes aussi larges que la graine
Fréquence des bonnes années semencières (<i>mast year</i>)	2 - 5 ans
Période de dispersion des graines	Septembre (voire août) à novembre. La majorité des graines est dispersée avant novembre
Mode de dispersion des graines	Anémophile
Distance de dispersion des graines	45 - 60 m Distance optimale : 20 m 1000 m en moyenne et jusqu'à 7,2 km (Xu et al. 2013) 2 à 3 hauteurs d'arbres (Johnston 1990, Miller 1990)
Durée de viabilité des graines	< 1 an > 5 ans, si les graines sont stockées à 6-8 % d'humidité relative et 0-3 °C.
Dormance interne	Faible et rompue dès le premier hiver

A.3. Exigences écologiques lors de la germination et de la croissance des plantules

Période de germination	Généralement de mai à juin Parfois de fin juillet à début août
Température optimale de germination	29 °C Conditions optimales (expérimentales) : 30 °C

	(jour) et 20 °C (nuit)
pH	Généralement, le cèdre se développe mieux sur des sols neutres ou faiblement alcalins. pH : 5,5 - 7,2
Croissance annuelle des plantules	8 cm / an au cours des premières années
Mortalité des plantules	Forte mortalité au cours des premières années. Causes principales : sécheresse, prédation animale, compétition avec les mousses et les herbacées (à l'état de plantules)

APPENDICE B

AGE MOYEN DES CEDRES PAR CLASSE DE HAUTEUR

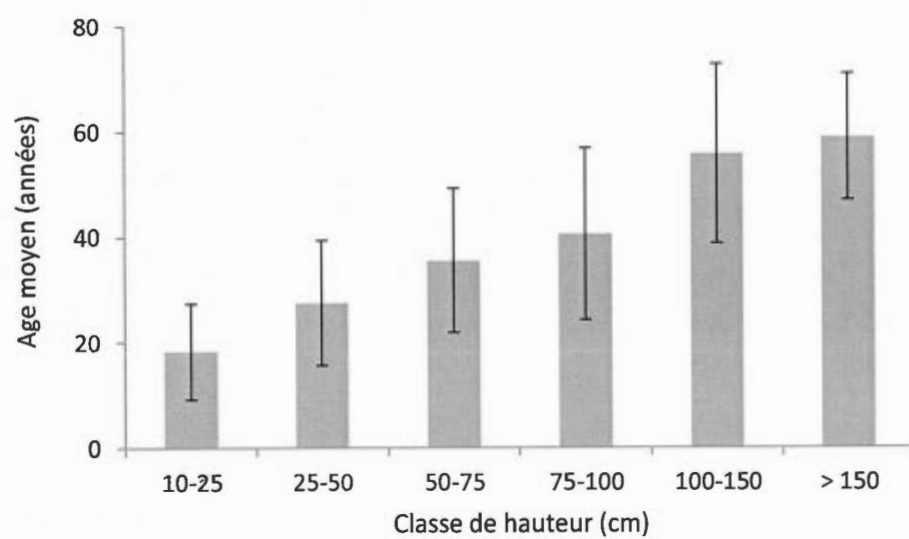


Figure 17: Age moyen des cèdres pour chacune des classes de hauteur. Les barres d'erreur représentent l'écart-type autour de la hauteur moyenne.

APPENDICE C

ANALYSES GRANULOMETRIQUES DES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALES

Matériels :

- Balance
- Agitatrice orbitale
- Erlenmeyers d'1 litre
- Cylindres d'1 litre
- Parafilm
- Hydromètre
- Thermomètre
- Calgon
- Eau déminéralisée

Mode opératoire :

Pour chaque échantillon de sol, peser un aliquot de 40 g (précision de 0,1 g suffisante). Dans des erlenmeyers d'un litre, suspendre les aliquots de 40 g dans 400 mL d'une solution de Calgon à 12,5 g/L. Couvrir de parafilm et agiter 12 h sur l'agitatrice orbitale à 200 rpm.

Préparer l'eau déminéralisée la veille afin qu'elle soit à température ambiante.

Transférer les suspensions dans les cylindres de sédimentation et combler le volume à 1 L avec l'eau déminéralisée. Laisser reposer les solutions jusqu'à ce que leur température soit en équilibre avec celle de la pièce. A l'aide de l'hydromètre, mesurer la densité de la solution

contenant uniquement le Calgon (solution témoin : 400 mL de à 12,5 g/L + 600 mL d'eau déminéralisée). Noter la température de l'eau.

Sceller chaque cylindre avec du parafilm et les agiter par inversion pendant 15-20 secondes. Déposer les cylindres sur le plan de travail. Démarrer immédiatement le chronomètre et y plonger l'hydromètre et la thermomètre. Noter la densité après 40 secondes de sédimentation et après 2 heures. Noter la température de l'eau après chaque lecture d'hydromètre.

Calcul :

A = densité de l'échantillon + correction de la température*

B = densité témoin + correction de la température*

*correction de la température : ajouter 0,2 unités à la densité pour chaque degré supérieur à 67 °F. Soustraire 0,2 unités à la densité pour chaque degré inférieur à 67°F.

Relevé à 40 secondes :

% limon + % argile = $((A-B) / \text{masse échantillon}) \times 100$

% sable = $100 - \%(\text{limon} + \text{argile})$

Relevé à 2 heures :

% argile = $((A-B) / \text{masse échantillon}) \times 100$

% limon = $100 - \% \text{ sable} - \% \text{ argile}$

APPENDICE D

DETERMINATION DU PH DANS LES ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUE

C.1. Détermination du pH selon la méthode H₂O

Réactifs : solutions tampons : pH 4 et pH 7

Matériels :

- pH-mètre (*Orion 2 Star*) muni d'une électrode combinée
- Contenants plastiques

Mode opératoire :

Peser $10,0 \pm 0,2$ g de sol minéral ou $2,0 \pm 0,04$ g de sol organique. Ajouter 20 mL d'eau déminéralisée et agiter la suspension 3 à 4 fois pendant 30 minutes à l'aide d'une tige de verre. Laisser reposer la suspension pendant au moins 30 minutes.

Étalonner le pH-mètre avec les solutions tampons. Utiliser ces solutions afin que le pH de l'échantillon se situe à l'intérieur de la zone d'étalonnage à \pm deux unités de pH. Agiter et prendre immédiatement la lecture du mélange en plongeant l'électrode combinée dans l'échantillon. Rincer l'électrode avec du H₂O déminéralisée et faire de même avec l'échantillon suivant.

C.2. Détermination du pH selon la méthode CaCl_2

Réactifs :

- Solution de CaCl_2 0,5 M : dissoudre 7.351 g de $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ dans 100 ml d'eau déminéralisée. Le pH de la solution doit être compris entre 5,0 et 6,5. Il peut être ajusté en ajoutant du $\text{Ca}(\text{OH})_2$ ou du HCl .
- Solutions tampons : pH 4 et pH 7

Matériels :

- pH-mètre (Orion 2 Star) muni d'un électrode combinée
- Contenants plastiques

Mode opératoire :

Utiliser les échantillons venant d'être analysés par la méthode H_2O . Ajouter 400 μmL de CaCl_2 0,5 M. Pendant les 30 premières minutes, agiter 3 fois la suspension à l'aide d'une tige de verre. Laisser reposer pendant 30 minutes. Étalonnage et mesure comme précédemment.

Références :

Canadian Society of Soil Science. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Carter M.R. editor, Lewis publishers, 2007.

Soil Analysis Handbook of reference methods. Soil and Plant Analysis Council, Inc. CRC Press, 1999.

Kalra Y.P., Maynard D.G. *Méthodes d'analyse des sols forestiers et des tissus végétaux*. Forêts Canada, Rapport d'information NOR-X-319F, 1992

APPENDICE E

DETERMINATION DE LA CAPACITE D'ECHANGE CATIONIQUE (CEC) DES ECHANTILLONS
DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUEDomaine d'application :

Cette méthode est utilisée pour la détermination de la CEC effective ou totale dans les sols et les substrats organiques.

Principe général :

La CEC est un indice de la fertilité potentielle des sols et permet de déterminer la nature des composés "argilo-humiques". En effet, les sols sont généralement composés de minéraux argileux et de colloïdes humiques chargés négativement. De manière générale, la CEC des matières organiques est plus élevée que celle des minéraux argileux car elle augmente avec le degré d'humification et dépend du degré d'oxydation de la matière organique. Les propriétés colloïdales et les charges négatives que présentent les minéraux argileux et les matières organiques, confèrent au complexe "argilo-humique" la propriété de retenir des cations provenant de la solution du sol. En revanche, ceux-ci ne sont que momentanément fixés et demeurent mobiles et échangeables. La présence de certains composés, comme les carbonates, le gypse, les zéolites, les feldspaths et les minéraux vermiculaires, peut conduire à une surévaluation de la CEC. La CEC des sols correspond à la somme des cations échangeables.

Mode opératoire :

La détermination de la CEC s'effectue en deux étapes.

La première consiste à extraire les cations échangeables à l'aide d'une solution d'extraction, en l'occurrence la solution Mehlich-3. Cependant, les sols présentent des composés dont les charges varient avec le pH du milieu. Il est donc préférable de mesurer la CEC effective, soit celle correspondant au pH "naturel" du sol. La solution d'extraction est généralement composée d'acétate d'ammonium. La mesure de la CEC au pH "naturel" du sol est réalisée avec un sel non tamponné, ce qui reflète davantage les conditions de terrain. L'extraction des cations s'effectue avec le nitrate d'ammonium, le chlorure d'ammonium ou le chlorure de potassium.

La deuxième étape consiste à déterminer les quantités des différents éléments. Les bases (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+) sont généralement déterminées par spectrométrie d'absorption atomique ou par émission atomique au plasma et l'acidité d'échange effective (H^+ et Al^{3+}) par volumétrie ou électro-potentiométrie. Il est aussi suggéré de doser le manganèse et le fer qui peuvent aussi générer une certaine acidité.

Calcul :

Au laboratoire la CEC est exprimée en cmol/kg (elle peut aussi être exprimée en meq/g ou en meq/100g)

Totaux(cmol/kg) : Σ cations échangeables (cmol/kg)

Totaux(cmol/kg) : $[\text{Ca}(\text{mg/Kg}) / 0.00250] + [\text{Mg}(\text{mg/Kg}) / 0.00411]$
 $+ [\text{K}(\text{mg/Kg}) / 0.00256] + [\text{Na}(\text{mg/Kg}) / 0.00435] + [\text{Al}(\text{mg/Kg}) / 0.00371] + [\text{Fe}(\text{mg/Kg}) / 0.00179]$

Références :

Mc Keague J.A.. *Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols*. Zizka J., Mehuys G., Laverdière M., De Kimps C., éditeurs, Agriculture Canada, 1978.

Baize D. *Guide des analyses courantes en pédologie*. Institut national de la recherche agronomique, INRA, 1988.

Canadian Society of Soil Science. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Carter M.R. editor, Lewis publishers, 1993.

D.1. Extraction via la méthode Mehlich-3

Domaine d'application :

Cette méthode permet la détermination du phosphore assimilable, des cations échangeables (potassium, calcium, magnésium et sodium) et de certains oligo-éléments (zinc, cuivre, manganèse, fer) dans les sols et les substrats organiques.

Principe général :

La solution d'extraction, communément appelée Mehlich-3, est composée d'acide acétique, de nitrate d'ammonium, de fluorure d'ammonium, d'acide nitrique et d'acide éthylène-diamine-tétra-acétique (EDTA). Le phosphore est extrait par l'action de l'acide acétique et du fluorure d'ammonium (phosphates d'aluminium et de calcium pour la

plupart, un peu de phosphates de fer). Les cations échangeables et solubles sont obtenues par l'action du nitrate d'ammonium et de l'acide nitrique. Les oligo-éléments (Cu, Zn, Mn et Fe) sont extraits par l'action de l'ammonium et de l'agent complexant (EDTA).

Matériels :

- Tubes de plastique de 50 mL
- Agitateur 120 oscillations/min
- Papiers filtres Fisherbrand Q2
- Tubes jetables pour le plasma (13 x 100 mm)

Réactifs et solutions : *solution extractive Mehlich-3*

Solution mère de NH_4F 1.5N + EDTA 0.1M: dissoudre 55.6 g de NH_4F dans 600 mL H_2O . Ajouter 29.2 g EDTA. Agiter pour dissoudre et compléter à 1 litre.

Préparer 10 litres de solution extractive, à environ 8 litres d'eau déminéralisée :

- Dissoudre 200,1 g NH_4NO_3
- Ajouter 100 mL de solution mère NH_4F + EDTA
- Ajouter 115 mL CH_3COOH 99,9 % (acide acétique glacial)
- Ajouter 82 mL HNO_3 10 % v/v (100 mL HNO_3 concentré dans un litre d'eau déminéralisée)
- Compléter le volume à 10 litres avec de l'eau déminéralisée et bien mélanger la solution

Mode opératoire :

Peser $3,00 \pm 0,02$ g de sol (grosse partie) ou $1,50 \pm 0,02$ g de sol organique (grosse partie) et déposer dans un tube de plastique de 50 mL.

Ajouter 30 mL de solution extractive Mehlich-3.

Agiter pendant 5 minutes sur agitateur (120 oscillations/min)

Filtrer avec un papier filtre Fisherbrand Q2 et rejeter les premiers 3 à 5 mL. Recueillir le filtrat dans les tubes jetables pour l'analyse en SEAP ou les vials pour l'analyse ultérieure en SEAP.

Référence :

Canadian Society of Soil Science. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Carter M.R. editor, Lewis publishers, 2007.

D.2. Détermination des métaux et non-métaux par spectrométrie d'émission atomique au plasma

Principe général :

Le plasma est un gaz (argon) fortement ionisé et très chaud. Il est généré par l'action d'un champ magnétique produit par un générateur à haute fréquence (27 ou 40 MHz). Le champ magnétique induit un courant électrique dans le gaz préalablement ionisé par une décharge électrique issue d'une bobine Tesla. Selon la puissance appliquée (0,8 à 2,0 Kw), la température peut atteindre 10 000°K. Cette source d'excitation est stable

et chimiquement inerte. L'introduction de l'échantillon dans le plasma s'effectue par injection directe d'aérosols liquides ou gazeux.

À température ambiante, tous les atomes d'un échantillon sont à l'état fondamental. Dans une source d'excitation, les électrons atteignent des niveaux d'énergie plus élevés. Le temps de vie de l'atome excité est bref. Son retour à l'état fondamental est accompagné par l'émission d'un photon dont la longueur d'onde est caractéristique de l'atome. Le flux de photons ou de radiation est mesuré à l'aide d'un spectromètre. L'intensité du rayonnement est mesurée au moyen d'un tube photomultiplicateur ou un détecteur solide, qui génère un courant électrique proportionnel à l'intensité du rayonnement.

Mode opératoire :

Le dosage des éléments d'intérêt s'effectue directement dans la solution obtenue après l'extraction.

Matériels :

- Spectromètre d'émission atomique au plasma (*OPTIMA 7300 DV*)
- Chambre cyclonique et nébuliseur de type *Miramist*
- Pompe péristaltique

Calcul :

$$\begin{aligned} &\text{Concentration massique de l'élément [mg. kg}^{-1}\text{]} \\ &= \frac{\text{concentration mesurée [mg. L}^{-1}\text{]} * \text{volume [L]}}{\text{masse [kg]}} \end{aligned}$$

$$\text{CEC} [\text{cmol. kg}^{-1}] = \sum \text{cations échnageables} [\text{cmol. kg}^{-1}]$$

Référence :

Canadian Society of Soil Science. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Carter M.R. editor, Lewis publishers, 2007

APPENDICE F

DETERMINATION DES TAUX DE CARBONE, D'AZOTE ET DE SOUFRE DANS LES
ECHANTILLONS DE MATIERES MINERALE ET ORGANIQUEPrincipe général :

L'échantillon est introduit dans un four (environ 1 350 °C) sous une atmosphère d'oxygène. Toutes les formes de carbone, d'azote et de soufre sont oxydées en CO₂, SO₂, N₂ et NO_x. Après l'élimination de l'humidité et des cendres, la concentration des gaz (CO₂ et SO₂) est déterminée grâce à un détecteur infrarouge et les gaz (NO₂ et NO_x) sont déterminés par conductivité thermique. Les teneurs obtenues correspondent au carbone, à l'azote et au soufre total de l'échantillon.

Matériels :

- Creusets de céramique
- Spatules
- Analyseur LECO (*CNS-2000*)
- Fournaise LECO
- Balance Sartorius (*CP124S*)
- Imprimante *OKI Microline 320 Turbo*

Produits :

- Com-Cat (LECO # 502-321)
- Alfalfa (LECO 502-273) pour les sols organiques
- Soil 1.30 (LECO 502-062)
- Soil 2.77 (LECO 502-308)

- Perchlorate de magnésium (anhydron) (LECO # 501-171)
- Sulfanilamide
- Oxygène comprimé

Mode opératoire :

Ajuster la température du four à 1 350 °C.

Faire circuler un courant d'oxygène pendant 10 minutes pour réchauffer les tubes d'anhydron.

Analyser un ou deux échantillons de sulfanilamide pour conditionner le système.

Peser les échantillons étalons pour étalonner l'instrument.

Peser et analyser les échantillons. On suggère d'utiliser entre 150 et 250 mg pour les sols minéraux, de 80 à 100 mg pour les substrats organiques.

Courbe d'étalonnage :

Mettre 10 blancs. Peser deux sulfanilamide. Peser 4 standards de calibration. À chaque 20 échantillons, deux standards sont pesés ainsi qu'un duplicata.

Référence :

LECO Corporation. CNS-2000 *Instruction Manuel*. Juin 2002, # 200-614, version 4.

APPENDICE G

TABLES D'ANALYSE DE LA VARIANCE

Tableau 1 : Table d'analyse de la variance relatives aux variables biochimiques de la matière organique prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites. Le *Traitement* indique l'extérieur ou l'intérieur des sites.

		Degrés de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	F	p
% carbone	Site	1	500	500,0	7,525	0,008
	Traitement	1	28	28,0	0,421	0,52
	Résidus	53	3522	66,4		
% azote	Site	1	0,090	0,090	1,283	0,262
	Traitement	1	0,157	0,157	2,238	0,141
	Résidus	53	3,720	0,070		
Ratio C/N	Site	1	244	243,6	2,784	0,101
	Traitement	1	325	324,8	3,711	0,059
	Résidus	53	4638	87,5		
pH (méthode H ₂ O)	Site	1	3,18	3,184	4,199	0,045
	Traitement	1	2,89	2,889	3,809	0,056
	Résidus	53	40,20	0,758		
pH (méthode	Site	1	5,11	5,110	5,546	0,022

CaCl₂	Traitement	1	3,44	3,445	3,738	0,059
	Résidus	53	48,84	0,921		
<hr/>						
	Site	1	107	107	0,156	0,695
P [mg.kg⁻¹]	Traitement	1	3463	3463	5,035	0,029
	Résidus	53	36454	688		
<hr/>						
	Site	1	0,007	0,007	0,058	0,810
K [cmol.kg⁻¹]	Traitement	1	0,050	0,050	0,422	0,519
	Résidus	53	6,229	0,118		
<hr/>						
	Site	1	172	171,9	0,822	0,369
Ca [cmol.kg⁻¹]	Traitement	1	1021	1020,8	4,882	0,032
	Résidus	53	11081	209,1		
<hr/>						
	Site	1	16,4	16,37	1,368	0,247
Mg [cmol.kg⁻¹]	Traitement	1	56,2	56,18	4,695	0,035
	Résidus	53	634,2	11,97		
<hr/>						
Mn [cmol.kg⁻¹]	Site	1	0,971	0,971	7,106	0,010
	Traitement	1	0,243	0,243	1,778	1,881
	Résidus	53	7,243	0,137		
<hr/>						
Al [cmol.kg⁻¹]	Site	1	14,8	14,767	1,138	0,291

	Traitement	1	8,7	8,734	0,673	0,416
	Résidus	53	687,7	12,976		
	Site	1	0,50	0,503	0,740	0,394
Fe [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	0,29	0,290	0,427	0,517
	Résidus	53	36,05	0,680		
	Site	1	0,006	0,006	0,509	0,479
Na [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	0,004	0,004	0,303	0,585
	Résidus	53	0,613	0,012		
	Site	1	226	225,5	0,692	0,409
CEC [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	1862	1861,9	5,711	0,020
	Résidus	53	17279	326,0		

Tableau 2 : Table d'analyse de la variance relatives aux variables biochimiques de la matière minérale MM1 prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites. Le *Traitement* indique l'extérieur ou l'intérieur des sites.

		Degrés de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	F	p
% sable	Traitement	1	55,3	55,34	0,705	0,407
	Résidus	35	2745,3	78,44		
% limon	Traitement	1	21,8	21,77	1,72	0,198
	Résidus	35	442,9	12,65		
% argile	Traitement	1	7,7	7,69	0,114	0,738
	Résidus	35	2363,3	67,52		
% carbone	Site	1	10,96	10,960	3,405	0,074
	Traitement	1	1,66	1,659	0,516	0,478
	Résidus	33	106,21	3,219		
% azote	Site	1	0,017	0,017	4,132	0,050
	Traitement	1	0,001	0,001	0,324	0,573
	Résidus	33	0,132	0,004		
Ratio C/N	Site	1	691	691,3	1,079	0,306
	Traitement	1	0	0	0	0,996
	Résidus	32	21134	640,4		

pH (méthode H ₂ O)	Site	1	18,68	18,685	12,509	0,001
	Traitement	1	0,18	0,175	0,117	0,734
	Résidus	33	49,29	1,494		
pH (méthode CaCl ₂)	Site	1	31,50	31,505	15,169	<0,001
	Traitement	1	0,12	0,123	0,059	0,809
	Résidus	33	68,54	2,077		
P [mg.kg ⁻¹]	Site	1	68,6	68,60	6,284	0,017
	Traitement	1	0,4	0,37	0,034	0,856
	Résidus	33	360,2	10,92		
K [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	0,002	0,002	0,652	0,425
	Traitement	1	<0,001	<0,001	0,029	0,866
	Résidus	33	0,097	0,003		
Ca [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	368,4	368,4	12,553	0,001
	Traitement	1	3,7	3,7	0,126	0,725
	Résidus	33	968,4	29,3		
Mg [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	30,96	30,962	15,635	<0,001
	Traitement	1	0,19	0,191	0,097	0,757
	Résidus	33	65,35	1,980		
Mn [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	0,039	0,039	5,938	0,020
	Traitement	1	<0,001	<0,001	0,139	0,711

	Résidus	33	0,219	0,007		
	Site	1	9,3	9,31	0,276	0,603
Al [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	6,0	6,02	0,179	0,675
	Résidus	33	113,0	33,73		
	Site	1	2,866	2,866	6,082	0,019
Fe [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	0,169	0,169	0,359	0,553
	Résidus	33	15,550	0,471		
	Site	1	<0,001	<0,001	0,478	0,494
Na [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	<0,001	<0,001	0,083	0,775
	Résidus	33	0,016	<0,001		
	Site	1	885,6	885,6	11,178	0,002
CEC [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	27,1	27,1	0,342	0,562
	Résidus	33	2614,5	79,2		

Tableau 3 : Table d'analyse de la variance relatives aux variables biochimiques de la matière minérale MM2 prélevée à l'extérieur et à l'intérieur des sites. Le *Traitement* indique l'extérieur ou l'intérieur des sites.

		Degrés de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	F	p
% sable	Traitement	1	19,4	19,42	0,266	0,609
	Résidus	32	2334,2	72,94		
% limon	Traitement	1	16,68	16,681	1,79	0,19
	Résidus	32	298,14	9,317		
% argile	Traitement	1	0,1	0,10	0,002	0,965
	Résidus	32	1664,8	52,02		
% carbone	Site	1	1	0,995	0,644	0,428
	Traitement	1	0,96	0,058	0,038	0,848
	Résidus	32	49,42	1,544		
% azote	Site	1	0,012	0,012	3,986	0,054
	Traitement	1	0,001	0,001	0,395	0,534
	Résidus	32	0,099	0,003		
Ratio C/N	Site	1	11206	11206	3,106	0,0875
	Traitement	1	4538	4538	1,258	0,2704
	Résidus	32	115539	3607		

pH (méthode H ₂ O)	Site	1	16,03	16,031	11,489	0,002
	Traitement	1	0,36	0,357	0,256	0,616
	Résidus	32	44,65	1,395		
pH (méthode CaCl ₂)	Site	1	21,41	21,408	12,188	0,001
	Traitement	1	0,17	0,170	0,097	0,758
	Résidus	32	56,21	1,757		
P [mg.kg ⁻¹]	Site	1	2309	2309,1	4,623	0,039
	Traitement	1	468	468,3	0,937	0,340
	Résidus	32	15985	499,5		
K [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	0,015	0,015	4,087	0,052
	Traitement	1	0,002	0,002	0,571	0,456
	Résidus	32	0,117	0,004		
Ca [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	137,6	137,6	5,990	0,020
	Traitement	1	1,9	1,89	0,082	0,776
	Résidus	32	735,1	22,97		
Mg [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	6,425	6,425	6,755	0,014
	Traitement	1	0,551	0,551	0,580	0,452
	Résidus	32	30,434	0,951		
Mn [cmol.kg ⁻¹]	Site	1	0,005	0,005	8,207	0,007
	Traitement	1	<0,001	<0,001	1,458	0,236

	Résidus	32	0,021	<0,001		
	Site	1	1026,4	1026,4	31,819	<0,001
Al [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	67,3	67,3	2,085	0,158
	Résidus	32	1032,3	32,3		
	Site	1	3,826	3,826	6,589	0,015
Fe [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	1,620	1,620	2,789	0,105
	Résidus	32	18,581	0,581		
	Site	1	<0,001	<0,001	2,058	0,161
Na [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	<0,001	<0,001	0,956	0,335
	Résidus	32	0,009	<0,001		
	Site	1	392,2	392,2	7,577	0,009
CEC [cmol.kg ⁻¹]	Traitement	1	78,8	78,8	1,522	0,226
	Résidus	32	1656,2	51,8		

BIBLIOGRAPHIE

- Agren, J. et O. Zackrisson. 1990. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in Central and Northern Swedens. *Journal of Ecology* **78**:1049-1062.
- Ali, A. A., H. Asselin, A. C. Larouche, Y. Bergeron, C. Carcaillet, et P. J. H. Richard. 2008. Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Quebec, Canada. *Holocene* **18**:693-703.
- Ali, A. A., C. Carcaillet, et Y. Bergeron. 2009. Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology* **15**:1230-1241.
- Archambault, S. et Y. Bergeron. 1992. Discovery of a living 900 year-old northern white cedar, *Thuja occidentalis*, in northwestern Quebec. *Canadian Field Naturalist* **106**:192-195.
- Asselin, H., M. J. Fortin, et Y. Bergeron. 2001. Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management* **140**:29-37.
- Batllori, E. et E. Gutierrez. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* **96**:1275-1288.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* **81**:1500-1516.
- Bergeron, Y. et D. Charron. 1994. Post-fire dynamics in Québec's southern boreal forest: a dendroecological approach. *Ecoscience* **1**:173-184.
- Bergeron, Y., D. Cyr, C. R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, E. Lauzon, A. Leduc, O. Le Goff, D. Lesieur, et K. Logan. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research* **36**:2737-2744.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan, et V. Kafka. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in Northwestern Quebec. *Ecology* **85**:1916-1932.
- Bierregaard, R. O., Jr., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. d. Santos, et R. W. Hutchings. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience* **42**:859-866.
- Bittebière, A. K. 2012. La clonalité : un processus majeur de la dynamique spatiale et du fonctionnement des communautés végétales en systèmes prairiaux. Université Rennes 1.

- Blanchet, B. 1982. Les cédrières du Québec. Etudes Ecologiques. Laboratoire d'écologie forestière. Université Laval, Québec.
- Blouin, J. et J. P. Berger. 2005. Guide de reconnaissance des types écologiques – Région écologique 6a – Plaine du Lac Matagami – Région écologique 6b – Plaine de la baie de Rupert ; Disponible en ligne: <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/guide-ecologique-6ab.pdf>.
- Boulfroy, E., E. Forget, P. V. Hofmeyer, L. S. Kenefic, C. Larouche, G. Lessard, J. M. Lussier, F. Pinto, J. C. Ruel, et A. Weiskittel. 2012. Guide pour la sylviculture du thuya occidental. Service canadien des forêts. Centre canadien sur la fibre du bois. Rapport d'information.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm, et J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* **13**:1140-1150.
- Brubaker, L. B. 1986. Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio* **67**:119-130.
- Burger, R. et M. Lynch. 1995. Evolution and extinction in a changing environment - a quantitative-genetic analysis. *Evolution* **49**:151-163.
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* **33**:261-304.
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw, et K. D. Coates. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *Forestry Chronicle* **75**:623-631.
- Caccianiga, M. et S. Payette. 2006. Recent advance of white spruce (*Picea glauca*) in the coastal tundra of the eastern shore of Hudson Bay (Quebec, Canada). *Journal of Biogeography* **33**:2120-2135.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, K. C. Weathers, et C. G. Jones. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* **53**:750-758.
- Camarero, J. J. et E. Gutierrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: Response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* **63**:181-200.
- Campbell, C. A. 1978. Soil organic carbon, nitrogen and fertility. In: Schnitzer, M. & Khan, S. U. (eds.) *Soil organic matter*. PP. 173-271. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Carcaillet, C., Y. Bergeron, P. J. H. Richard, B. Frechette, S. Gauthier, et Y. T. Prairie. 2001. Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology* **89**:930-946.
- Carcaillet, C. et P. J. H. Richard. 2000. Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics* **16**:549-559.
- Carcaillet, C., P. J. H. Richard, Y. Bergeron, B. Frechette, et A. A. Ali. 2010. Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen

- diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire* **19**:1026-1039.
- Caspersen, J. P. et M. Saprunoff. 2005. Seedling recruitment in a northern temperate forest: the relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **35**:978-989.
- Chambers, J. C. et J. A. Macmahon. 1994. A day in the life of a seed : movements and fates of seeds and their implications for natural and manged systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**:263-292.
- Chauchard, S., F. Beilhe, N. Denis, et C. Carcaillet. 2010. An increase in the upper tree-limit of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Alps since the mid-20th century: A land-use change phenomenon. *Forest Ecology and Management* **259**:1406-1415.
- Chuine, I. et E. G. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* **4**:500-510.
- Chung, M. S. 1981. Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor. *Acta Forestalia Fnnia* **169**:5-68.
- Clark, D. B. et D. A. Clark. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain-forest. *Oikos* **55**:225-230.
- Clark, J. S., E. Macklin, et L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **68**:213-235.
- Collinge, S. K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: Implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* **36**:59-77.
- Collingham, Y. C., M. O. Hill, et B. Huntley. 1996. The migration of sessile organisms: A simulation model with measurable parameters. *Journal of Vegetation Science* **7**:831-846.
- Cornett, M. W., K. J. Puettmann, L. E. Frelich, et P. B. Reich. 2001. Comparing the importance of seedbed and canopy type in the restoration of upland *Thuja occidentalis* forests of northeastern Minnesota. *Restoration Ecology* **9**:386-396.
- Cornett, M. W., K. J. Puettmann, et P. B. Reich. 1998. Canopy type, leaf litter, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* **18**:196-205.
- Cornett, M. W., P. B. Reich, et K. J. Puettmann. 1997. Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Ecoscience* **4**:353-364.
- Cornett, M. W., P. B. Reich, K. J. Puettmann, et L. E. Frelich. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. *American Journal of Botany* **87**:1807-1814.
- Cremer, E., B. Ziegenhagen, K. Schulerowitz, C. Mengel, K. Donges, R. Bialozyt, E. Hussendorfer, et S. Liepelt. 2012. Local seed dispersal in European silver fir (*Abies*

- alba Mill.): lessons learned from a seed trap experiment. *Trees-Structure and Function* **26**:987-996.
- Curtis, J. D. 1946. Preliminary Observations on Northern White Cedar in Maine. *Ecology* **27**:23-36.
- Dalen, L. et A. Hofgaard. 2005. Differential regional treeline dynamics in the Scandes Mountains. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **37**:284-296.
- Danby, R. K. et D. S. Hik. 2007. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology* **95**:352-363.
- Davis, M. B. et R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* **292**:673-679.
- Deiller, A. F., J. M. N. Walter, et M. Tremolieres. 2003. Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: sexual versus vegetative reproduction of woody species. *Forest Ecology and Management* **180**:215-225.
- Del Degan, M. 1998. Autécologie, sylviculture et aménagement faunique applicables au thuya de l'Est. Revue de littérature. Présentée à *La Forêt modèle du Bas-Saint-Laurent inc.*
- Del Tredici, P. 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *Botanical Review* **67**:121-140.
- Denneler, B., H. Asselin, Y. Bergeron, et Y. Begin. 2008. Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **38**:1083-1094.
- Didham, R. K. 2010. *Ecological Consequences of Habitat Fragmentation*. eLS. John Wiley & Sons, Ltd.
- Dixon, B. M. 1963. *The forest resources of Ontario*. Ontario Department of Lands and Forests, Toronto, Ontario, Canada.
- Dullinger, S., T. Dirnbock, R. Kock, E. Hochbichler, T. Englisch, N. Sauberer, et G. Grabherr. 2005. Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology* **93**:948-957.
- Eckstein, R. L. 2000. Nitrogen retention by *Hylocomium splendens* in a subarctic birch woodland. *Journal of Ecology* **88**:506-515.
- Eichhorn, M. P. 2010. Pattern reveals process: spatial organisation of a Kamchatkan stone birch forest. *Plant Ecology & Diversity* **3**:281-288.
- Ewers, R. M. et R. K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**:117-142.
- Faaborg, J., M. Brittingham, T. Donovan, et J. Blake. 1993. Habitat fragmentation in the temperate zone - A perspective for managers. *Status and Management of Neotropical Migratory Birds* **229**:331-338.

- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* **61**:603-610.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Fayle, D. C. F. et P. A. Scott. 1995. Woody root system development of white spruce layerings in a tundra environment. *Ecoscience* **2**:408-414.
- Flannigan, M. D., K. A. Logan, B. D. Amiro, W. R. Skinner, et B. J. Stocks. 2005. Future area burned in Canada. *Climatic Change* **72**:1-16.
- Forman, R. T. T. 1997. *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 632 pp.
- Forman, R. T. T. et M. Godron. 1981. Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. *BioScience* **31**:733-740.
- Franklin, A. B., B. R. Noon, et T. L. George. 2002. What is habitat fragmentation?
- Frelich, L. E. et P. B. Reich. 1995. Neighborhood effects, disturbance and succession in forests of the western great-lakes region. *Ecoscience* **2**:148-158.
- Gengarelly, L. M. et T. D. Lee. 2005. The role of microtopography and substrate in survival and growth of Atlantic white-cedar seedlings. *Forest Ecology and Management* **212**:135-144.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, et D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**:394-407.
- Girardin, M. P., A. A. Ali, C. Carcaillet, S. Gauthier, C. Hely, H. Le Goff, A. Terrier, et Y. Bergeron. 2013. Fire in managed forests of eastern Canada: Risks and options. *Forest Ecology and Management* **294**:238-249.
- Girardin, M. P. et B. M. Wotton. 2009. Summer Moisture and Wildfire Risks across Canada. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* **48**:517-533.
- Greene, D. F. et E. A. Johnson. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* **77**:595-609.
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron, et M. J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **29**:824-839.
- Guisan, A. et W. Thuiller. 2007. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models (vol 8, pg 993, 2005). *Ecology Letters* **10**:435-435.
- Hampe, A. et R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**:461-467.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**:41-49.

- Hanski, I. et O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* **404**:755-758.
- Harada, Y. et Y. Iwasa. 1996. Analyses of spatial patterns and population processes of clonal plants. *Researches on Population Ecology* **38**:153-164.
- Harris, L. D. 1988. Edge Effects and Conservation of Biotic Diversity. *Conservation Biology* **2**:330-332.
- Harsch, M. A., P. E. Hulme, M. S. McGlone, et R. P. Duncan. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* **12**:1040-1049.
- Harvey, A. E., M. J. Larsen, et M. F. Jurgensen. 1979. Comparative Distribution of Ectomycorrhizae in Soils of Three Western Montana Forest Habitat Types. *Forest Science* **25**:350-358.
- Hellberg, E., M. Niklasson, et A. Granstrom. 2004. Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34**:332-338.
- Hely, C., M. P. Girardin, A. A. Ali, C. Carcaillet, S. Brewer, et Y. Bergeron. 2010. Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters* **37**.
- Hett, J. M. et O. L. Loucks. 1971. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) seedling mortality. *Journal of Ecology* **59**:507-&.
- Hett, J. M. et O. L. Loucks. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology* **64**:1029-1044.
- Hofgaard, A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in Northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* **4**:601-608.
- Holt, R. D., G. R. Robinson, et M. S. Gaines. 1995. Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* **76**:1610-1624.
- Holtmeier, F.-K. et G. Broll. 2007. Treeline advance - driving processes and adverse factors. *The Official Journal of the International Association for Landscape Ecology* **1**:1-33.
- Holtmeier, F.-K., G. Broll, A. M  terthies, et K. Anschlag. 2003. Regeneration of trees in the treeline ecotone: northern Finnish. **181**:103-128.
- Holtmeier, F. K. et G. Broll. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*:395-410.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment - The missing link(s) *Ecoscience* **2**:238-244.
- Hunter, M. L. 1990. *Wildlife, forests, and forestry: principles of managing forests for biological diversity*. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, New Jersey, USA.

- IPCC. 2007. Climate change: The physical science of basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge university press, Cambridge and New York.
- Johnston, W. F. 1990. Thuja occidentalis L. Northern White-Cedar. In: Burns, R. M. & Honkala, B. H. (eds.) Silvics of North America, Vol. 1, Conifers, Department of Agriculture, Forest Service, Washington DC.
- Kjällgren, L. et L. Kullman. 1998. Spatial Patterns and Structure of the Mountain Birch Tree-Limit in the Southern Swedish Scandes – A Regional Perspective. Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography **80**:1-16.
- Klimeš, L., J. Klimešová, R. Hendrick, et J. Van Groenendael. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Kneeshaw, D. D. et Y. Bergeron. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere **26**:888-898.
- Kneeshaw, D. D. et Y. Bergeron. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. Ecology **79**:783-794.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. Vegetatio **72**:103-110.
- Krause, C. 2006. Growth development of a balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) originating from layering. Dendrochronologia **23**:139-143.
- Kullman, L. 1997. Tree-limit stress and disturbance - A 25-year survey of geoecological change in the scandes mountains of Sweden. Geografiska Annaler Series a-Physical Geography **79A**:139-165.
- Kullman, L. 2000. Tree limit rise and recent global warming: a case study from the Swedish Scandes. Norwegian Journal of Geography **54**:49-59.
- Kunstler, G., W. Thuiller, T. Curt, M. Bouchaud, R. Jouvie, F. Deruette, et J. Lepart. 2007. Fagus sylvatica L. recruitment across a fragmented Mediterranean Landscape, importance of long distance effective dispersal, abiotic conditions and biotic interactions. Diversity and Distributions **13**:799-807.
- Kuuluvainen, T. et P. Juntunen. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal Pinus sylvestris forest. Journal of Vegetation Science **9**:551-562.
- Laberge, M. J., S. Payette, et N. Pitre. 2001. Development of stunted black spruce (Picea mariana) clones in the subarctic environment: A dendro-architectural analysis. Ecoscience **8**:489-498.
- LaMarche, V. C., Jr. 1973. Holocene climatic variations inferred from treeline fluctuations in the White Mountains, California. Quaternary Research.

- Larouche, C. 2006. Raréfaction du thuya. Chapitre 5 (addenda) du document : Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière, P. Grondin et A. Cimon, coordonnateurs. Ministère des
- Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier, 32 p.
- Larson, D. W. et P. E. Kelly. 1991. The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara escarpment. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique **69**:1628-1636.
- Légère, A. et S. Payette. 1981. Ecology of a Black Spruce (*Picea mariana*) Clonal Population in the Hemiarctic Zone, Northern Quebec: Population Dynamics and Spatial Development. Arctic and Alpine Research **13**:261-276.
- Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, et H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science **320**:1768-1771.
- Lescop-Sinclair, K. et S. Payette. 1995. Recent Advance of the Arctic Treeline Along the Eastern Coast of Hudson Bay. Journal of Ecology **83**:929-936.
- Liu, K. B. 1990. Holocene paleoecology of the boreal forest and Great-Lakes-St-Lawrence forest in Northern Ontario. Ecological Monographs **60**:179-212.
- Lloyd, A. H., A. E. Wilson, C. L. Fastie, et R. M. Landis. 2005. Population dynamics of black spruce and white spruce near the arctic tree line in the southern Brooks Range, Alaska. Canadian Journal of Forest Research **35**:2073-2081.
- Logan, K. T. 1969. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. IV. Black spruce, white spruce, balsam fir, and eastern white cedar. Publications Ontario. 1256. Canadian Forest Service, Ottawa, Ontario.
- Lord, J. M. et D. A. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. Conservation Biology **4**:197-262.
- Lovejoy, T. E. et D. C. Oren. 1981. The minimum critical size of ecosystems. Pages 7-12 in R. L. Burgess and D. M. Sharpe, editors. Forest island dynamics in man-dominated landscapes. Springer, New York.
- MacDonald, G. M., J. M. Szeicz, J. Claricoates, et K. A. Dale. 1998. Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. Annals of the Association of American Geographers **88**:183-208.
- Maser, C. et J. M. Trappe. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. USDA Forest Service General Technical Report Number PNW-164, Portland, Oregon, USA.
- Matthes, U., P. E. Kelly, et D. W. Larson. 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. Canadian Journal of Forest Research **38**:2923-2931.
- McGee, G. G. 2001. Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. Journal of the Torrey Botanical Society **128**:370-380.

- Meffe, G. K. et C. R. Carroll. 1997. Principles of conservation biology.
- Messaoud, Y., Y. Bergeron, et H. Asselin. 2007b. Reproductive potential of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and black spruce (*P. Mariana*) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western quebec. *American Journal of Botany* **94**:746-754.
- Messaoud, Y., Y. Bergeron, et A. Leduc. 2007a. Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography* **16**:90-102.
- Metcalfe, D. J. et P. J. Grubb. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Functional Ecology* **11**:215-221.
- Mikola, P. 1978. Consequences of climatic fluctuations in forestry. *Fennia* **150**:39-43.
- Miller, R. O. 1990. Ecology and management of northern white-cedar. In B. Naylor and L. Thompson, eds. *Regenerating conifer cover in deer yards*.
- Morin, X., D. Viner, et I. Chuine. 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* **96**:784-794.
- Motta, R., R. Berretti, E. Lingua, et P. Piussi. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management* **235**:155-163.
- Myers, N. et A. H. Knoll. 2001. The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:5389-5392.
- Nakamura, T. 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in sub-alpine forests of Central Japan. *Ecological Research* **7**:155-162.
- Nelson, T. C. 1951. A reproduction study of northern white cedar, including results of investigations under Federal aid in wildlife restoration project Michigan 49-R. Game Division, Dept. of Conservation, Lansing.
- Noss, R. F. et L. D. Harris. 1986. Nodes, networks and MUMs: preserving diversity at all scales. *Environmental Management* **10**:299-309.
- Oddou-Muratorio, S., B. Demesure-Musch, R. Pelissier, et P. H. Gouyon. 2004. Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Molecular Ecology* **13**:3689-3702.
- Parent, S., D. Walsh, M. J. Simard, H. Morin, et R. Gagnon. 2006. Emergence of balsam fir seedlings under increasing broadleaf litter thickness. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **36**:1976-1981.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Pages 637-669 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*.
- Paul, V. 2011. Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du Thuya de l'Est (*Thuja occidentalis* L.). Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal. 84 pages. Non publié.

- Paul, V., Y. Bergeron, et F. Tremblay. 2014. Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant Ecology* **215**:181-194.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Pages 144-169 In: Shugart, Herman H.; Leemans, Rik; Bonan, Gordon B. (Ed.). *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge, NY: Cambridge University Press. .
- Payette, S. 2007. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecology* **88**:770-780.
- Payette, S. et L. Filion. 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research* **15**:241-251.
- Payette, S., M. J. Fortin, et I. Gamache. 2001. The subarctic forest-tundra: the structure of a biome in a changing climate. *BioScience* **51**:709-718.
- Payette, S. et C. Lavoie. 1994. The arctic treeline as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Review*:78-90.
- Payette, S. et C. Morneau. 1993. Holocene relict woodlands at the eastern canadian treeline. *Quaternary Research* **39**:84-89.
- Place, I. C. M. 1950. Comparative moisture regimes of humus and rotten wood. Department of Resources and Development , Forestry Branch, Silviculture Leaflet Number 37, Canada.
- Prati, D. et B. Schmid. 2000. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos* **90**:442-456.
- Pregitzer, K. S. 1990. The Ecology of Northern White-Cedar. In Workshop Proceedings for the Northern White-Cedar in Michigan.
- Regniere, J. et P. Bolstad. 1994. Stastistical simulation of daily air-temperature patterns in eastern North-America to forecast seasonal events in insect pest-management. *Environmental Entomology* **23**:1368-1380.
- Reid, W. V. et K. R. Miller. 1989. Keeping options alive: the scientific basis for conservation biodiversity. World Resources Institue, Wahington D.C. .
- Richard, P. J. H. 1993. Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology* **79**:31-68.
- Rooney, T. P., S. L. Solheim, et D. M. Waller. 2002. Factors affecting the regeneration of northern white cedar in lowland forests of the Upper Great Lakes region, USA. *Forest Ecology and Management* **163**:119-130.
- Rosenheim, J. A. et B. E. Tabashnik. 1991. Influence of generation time on the rate of response to selection. *American Naturalist* **137**:527-541.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, et C. R. Margules. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Scott, M. L. et P. G. Murphy. 1987. Regeneration Patterns of Northern White Cedar, an Old-Growth Forest Dominant. *American Midland Naturalist* **117**:10-16.

- Sharp, R. F. et J. W. Millbank. 1973. Nitrogen fixation in deteriorating wood. *Experientia* **29**:895-896.
- Simard, M. J., Y. Bergeron, et L. Sirois. 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science* **9**:575-582.
- Simard, M. J., Y. Bergeron, et L. Sirois. 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**:672-681.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience* **4**:340-352.
- Skole, D. et C. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon - satellite data from 1978 to 1988. *Science* **261**:1104-1104.
- St-Laurent, M. H., C. Dussault, J. Ferron, et R. Gagnon. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* **142**:2240-2249.
- St Hilaire, L. R. et D. J. Leopold. 1995. Conifer seedling distribution in relation to microsite conditions in a Central New-York forested minerotrophic peatland. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **25**:261-269.
- Tardif, J., S. Dery, et Y. Bergeron. 1994. Sexual regeneration of black ash (*Fraxinus nigra* Marsh.) in a boreal floodplain. *American Midland Naturalist* **132**:124-135.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgely, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, et N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:137-152.
- Turner, M. G., W. H. Romme, R. A. Reed, et G. A. Tuskan. 2003. Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) Landscape. *Landscape Ecology* **18**:127-140.
- USDA. 2013. Forest Service, U.S. Department of Agriculture ; disponible en ligne sur http://www.na.fs.fed.us/pubs/silvics_manual/volume_1/thuja/occidentalis.htm ; consulté en Mars 2013.
- Veblen, T. T. 1992. Regeneration dynamics. *Plant succession: theory and prediction*. Chapman and Hall, London.
- Vucetich, J. A. et T. A. Waite. 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics* **4**:639-645.
- Watkinson, A. R. 1997. Plant population dynamics. *Crawley, M.J. (Ed.), Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3**:385-397.

- Wilcove, D. S., C. H. McLellan, et A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: M.E. Soulé (Editor), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 237-256.
- Wilcox, B. A. et D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* **125**:879-887.
- Xu, H., F. Tremblay, et Y. Bergeron. 2013. Sexual or asexual reproduction, which is more important in regeneration for a late successional tree species, eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Molecular Ecology*.
- Zackrisson, O., M. C. Nilsson, I. Steijlen, et G. Hornberg. 1995. Regeneration pulses and climate vegetation interactions in non-pyrogenic boreal Scots pine stands. *Journal of Ecology* **83**:469-483.
- Zasada, J. C., T. L. Sharik, et M. Nygren. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. In *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, UK.
- Zobel, M., M. Moora, et T. Herben. 2010. Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: what do we need to know next? *Oikos* **119**:802-806.